Nicht f. d. Austausch

# Die Sehorgane der Mallophagen, nebst vergleichenden Untersuchungen an Liposceliden und Anopluren

Mit 64 Abbildungen im Text

---

## Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

**Gertrud Wundrig**
aus Berlin-Marienfelde

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Februar 1936
Tag der Promotion: 29. Oktober 1936

---

1936

509

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535708_0247

# Die Sehorgane der Mallophagen, nebst vergleichenden Untersuchungen an Liposceliden und Anopluren

Mit 64 Abbildungen im Text

---

## Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der Philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

**Gertrud Wundrig**
aus Berlin-Marienfelde

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Februar 1936
Tag der Promotion: 29. Oktober 1936

---

1936

Referenten: Prof. Dr. R. Hesse
Prof. Dr. C. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Abdruck aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 62. Abt. f. Anatomie. 1936.
Begründet von J. W. Spengel.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem u. R. Hesse in Berlin-Frohnau.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lippert & Co. G.m.b.H., Naumburg (Saale)
Printed in Germany

*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung . . . . . 46
Material und Methode . . . . . 47
Topographie der Mallophagenaugen . . . . . 48
Polarisationsoptische Analyse . . . . . 51
Form der Linse . . . . . 53
Relative Augengröße . . . . . 56
Morphologie des Sehorgans . . . . . 60
*Laemobothrion titan* (Piaget) . . . . . 64
*Menopon gallinae* (Linné) . . . . . 68
*Eomenacanthus stramineus* (Nitzsch) . . . . . 69
*Colpocephalum ochraceum* Nitzsch . . . . . 72
*Gliricola porcelli* (Linné) . . . . . 74
*Goniocotes gigas* Taschenberg . . . . . 75
*Goniocotes hologaster* Nitzsch . . . . . 77
*Lipeurus heterographus* Nitzsch . . . . . 78
*Eurytrichodectes paradoxus* Stobbe . . . . . 80
*Columbicola columbae* (Linné) . . . . . 83
*Esthiopterum anseris* (Linné) . . . . . 84
Die Sehzentren der Mallophagen . . . . . 87
Der morphologische Wert der Mallophagenaugen . . . . . 90
Korrelation zwischen Seh- und Tastorgan . . . . . 92

Seite
Zur Physiologie der Mallophagenaugen . . . . . 95
Beobachtungen an Liposcelidenaugen . . . . . 97
Der Bau der Sehorgane der Anopluren . . . . . 98
*Pediculus corporis* de Geer . . . . . 99
*Haematopinus suis* Linné . . . . . 102
Schluß . . . . . 106
Zusammenfassung . . . . . 107
Literaturverzeichnis . . . . . 109
Abkürzungen . . . . . 110

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Untersuchung der Sehorgane der Mallophagen, einer Ordnung, deren Systematik viel umstritten ist. Einige Forscher stellen sie in die Nähe der Anopluren, während andere sie von den Copeognathen ableiten. Welche Stellung ich zu dieser Frage einnehme, darauf werde ich später noch zurückkommen.

Über den Bau der Augen der Pelzfresser ist mir aus der Literatur nichts Näheres bekannt geworden; es scheint also über dieses Thema noch nicht gearbeitet worden zu sein. Das liegt vermutlich an der außerordentlichen Mühe, die die Technik bei diesen Tieren bereitet. So hatte ich also keinerlei technische Hilfen und Erfahrungen aus Vorarbeiten. Die Kleinheit der Objekte, die sehr kräftigen Mundwerkzeuge, die mitgeschnitten werden müssen, und die äußerst stark chitinisierte Cuticula des Kopfes boten auch mir recht große Schwierigkeiten.

Wie schon gesagt, findet man über die Augen der Mallophagen nur einige kurze Anmerkungen in der Literatur. Nähere histologische Untersuchungen liegen überhaupt nicht vor. Nur F. Grosse bringt schon 1885 in seiner umfassenden Arbeit die Zeichnung eines Schnittes durch das Auge von *Laemobothrion* spec. von *Gypogeranus serpentarius*. Aber auch er beschreibt noch nicht den richtigen Bau des Auges. So gibt er ausdrücklich an, daß er keine Stäbchen gesehen hat. In anderen Arbeiten findet man nur ganz allgemeine Bemerkungen über Vorhandensein und Sitz der Sehorgane. Zwar haben schon einige Forscher, wie Fulmek, Grosse, Mjöberg darauf aufmerksam gemacht, daß manche Mallophagen 2 Augenpaare haben, jedoch hat man dieser Erscheinung weiter keine Bedeutung beigemessen.

Weil also hier eine Lücke vorhanden war, habe ich auf Anregung von Herrn Prof. Dr. R. Hesse die vorliegende Arbeit unternommen, die mich zu wichtigen Resultaten geführt hat. Es sei mir

an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer für das stete Interesse, mit dem er den Fortgang meiner Arbeit verfolgte, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

## Material und Methode.

Das Material zu dieser Arbeit habe ich zum allergrößten Teil selbst von lebenden oder toten Tieren abgesucht. Da ich von einheimischen Wirten einige Mallophagenarten in recht vielen Exemplaren gesammelt habe, so konnte ich an ihnen die verschiedensten Fixierungs- und Einbettungsmethoden ausprobieren. Zu meinen histologischen Untersuchungen habe ich fast ausschließlich lebendes Material zur Fixierung benutzt. Am lebenden Wirtstier findet man die Mallophagen hauptsächlich am Grunde der Federn bzw. der Haare sitzend. Die Haarlinge bevorzugen die Hals- und Nackenregion. Unter den Federlingen gibt es Arten, die bestimmte Körpergegenden bevorzugen. Es ist daher ratsam, einen Vogel an den verschiedensten Stellen abzusuchen. Am häufigsten befallen sind: Kopf, Hals, Bürzel und die Schwingen.

Um der Fixierungsflüssigkeit das gleichmäßige Eindringen zu den inneren Organen, ungehindert durch die dicke Chitinhülle, zu ermöglichen, habe ich bei größeren Tieren, d. h. bei solchen, die größer als 1 mm waren, den Kopf mit einer scharfen Schere abgeschnitten oder doch wenigstens einen Schnitt in das Abdomen gemacht. Damit ein möglichst rasches Durchdringen gewährleistet wurde, wurde die Fixierung im Vakuum vorgenommen. Die besten Erfolge hatte ich mit dem Fixierungsgemisch nach Carnoy. Auch leistete mir Sublimat-Eisessig ganz gute Dienste. Da das Mallophagenchitin äußerst hart und widerstandsfähig ist, so versuchte ich es zu erweichen. Die Tiere wurden deshalb mit Diaphanol nach P. Schulze behandelt. Diese Methode lieferte mir aber keine befriedigenden Resultate. Außerdem wurde dadurch das Pigment aus den Zellen, das zu der Orientierung der oft sehr kleinen Objekte notwendig war, herausgelöst. So habe ich es denn vorgezogen, ohne vorherige Erweichung zu schneiden.

Die Einbettung des mit Diaphanol behandelten Materials erfolgte nach der einfachen Paraffineinbettungsmethode. Die nicht erweichten Objekte erforderten die Einbettung in Celloidin-Paraffin. Die von Peterfi angegebene beschleunigte Celloidin-Paraffineinbettung über Methylbenzoat-Celloidin gab mir zufriedenstellende Ergebnisse. Nur mit Hilfe dieser kombinierten Methode war es möglich, vollständige Schnittserien herzustellen. Die nach Hesse angegebene doppelte Paraffineinbettungsmethode mit eingeschobener Absprengung des Chitins von den Weichteilen gelang mir der Kleinheit der Objekte wegen nicht. Zum Einbetten benutzte ich Paraffin vom Schmelzpunkt 58—62°, dem ich etwas weißes Wachs beimengte. So gelang es, Schnittserien von 3—7,5 $\mu$ Dicke durch den ganzen Kopf zu erhalten. Es wurden Quer-, Horizontal- und Längsschnitte durch den Kopf angefertigt. Die Schnitte wurden auf den Objektträger mit Eiweißglyzerin und Wasser aufgeklebt. Da das spröde Chitin bei der Weiterbehandlung oft ein Abschwimmen der Schnitte bewirkte, so machte sich ein Überziehen des Objektträgers mit einer $^1/_4$%igen Celloidinlösung nach dem Auflösen des Paraffins notwendig.

Von den verschiedenen Färbemethoden ergaben die besten Resultate: das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin mit nachfolgendem Eosin, Säurefuchsin oder Bordeaux R; ferner das Delafieldsche Hämatoxylin verbunden mit Chromotrop 2 R und schließlich die Azanfärbung nach Petersen.

Das Entpigmentieren der Schnitte nahm ich oft erst vor, nachdem ich sie bis in den Kanadabalsam gebracht und gezeichnet hatte. — Gezeichnet wurde mit dem Winkelschen Zeichenprisma. — So war mir die Möglichkeit gegeben, dieselben Schnitte mit und ohne Pigment zu studieren. Leider schwammen bei der langwierigen Prozedur zu oft Schnitte fort. Den besten Erfolg hatte ich beim Entpigmentieren mit der von Grenacher angegebenen 25%igen Salpetersäure. Weniger befriedigte die Methode mit Chlorkalk-Chromsäure nach Kopsch und mit Chromsalpetersäure nach Jander; die beiden letzteren entfernten das Pigment nur äußerst langsam und auch nicht vollständig. Bei dem ersteren Verfahren bleiben die Ge-

webe gut erhalten, jedoch leidet etwas die Färbbarkeit der Schnitte; besonders die Behandlung mit Eisenhämatoxylin macht danach einige Schwierigkeiten.

Ich möchte nun einen kurzen Überblick über die Systematik der von mir zur Untersuchung herangezogenen Formen geben, die nach HARRISON und BEDFORD zusammengestellt ist:

I. Unterordnung: Amblycera KELLOGG.

Fam. Boopidae MJÖBERG.

Fam. Trimenoponidae HARRISON.

*Trimenopon jenningsi* (KELLOGG und PAINE).

Fam. Gyropidae BURMEISTER.

*Gliricola porcelli* (LINNÉ).

Fam. Menoponidae MJÖBERG.

*Menopon gallinae* (LINNÉ).
*Eomenacanthus stramineus* (NITZSCH).
*Myrsidea isostoma* (NITZSCH).
*Myrsidea subaequalis* (LYONET).
*Colpocephalum flavescens* NITZSCH.
*Colpocephalum ochraceum* NITZSCH.

Fam. Laemobothriidae MJÖBERG.

*Laemobothrion glutinans* NITZSCH.
*Laemobothrion titan* (PIAGET).

Fam. Ricinidae NEUMANN.

II. Unterordnung: Ischnocera KELLOGG.

Fam. Trichodectidae BURMEISTER.

*Procavicola univirgata* (NEUMANN).
*Bovicola bovis* (LINNÉ).
*Eurytrichodectes paradoxus* STOBBE.

Fam. Nesiotinidae HARRISON.

Fam. Philopteridae BURMEISTER.

*Goniodes dissimilis* NITZSCH.
*Goniocotes bidentatus* (SCOPOLI).
*Goniocotes gigas* TASCHENBERG.
*Goniocotes hologaster* NITZSCH.
*Lipeurus caponis* (LINNÉ).
*Lipeurus heterographus* NITZSCH.
*Degeeriella cyclothorax* (NITZSCH).
*Degeeriella merulensis* (DENNY).
*Degeeriella uncinosa* (NITZSCH).
*Degeeriella varia* (NITZSCH).
*Esthiopterum anseris* (LINNÉ).
*Columbicola columbae* (LINNÉ).
*Philopterus subflavescens* (GEOFFROY).

## Topographie der Mallophagenaugen.

Ehe ich zur Besprechung des histologischen Aufbaues der Sehorgane der Mallophagen übergehe, möchte ich noch über einige topographische und anatomische Beobachtungen sprechen. Wenn man die Augen im Totalpräparat betrachtet, fällt zunächst die verschiedene Lage am Kopfe auf. Bei einigen Formen liegen sie ganz dicht hinter den Antennen (Abb. 1a), bei anderen sind sie mehr zu der

Mitte der Schläfe gerückt (Abb. 1 b). Und zwar findet man diese Variation sowohl bei den Amblyceren als auch bei den Ischnoceren.

Einen anderen topographischen Unterschied erkennt man an Querschnitten durch den Kopf. Es ist dies also eine vertikale Verschiebung. Bei den Ischnoceren sind die Augen von der Dorsal- und von der Ventralseite her gleich gut sichtbar, d. h., sie liegen direkt in der Seitenlinie und werden nicht irgendwie überdeckt. Der Linsendurchmesser kann die Körperdicke überschreiten, so daß die Linse sowohl dorsal als auch ventral über die Körperoberfläche hinausragt. Ihr Mittelpunkt fällt oft auf die Horizontalachse des Tieres

a b

Abb. 1. a Kopf von *Colpocephalum ochraceum* N., dorsal.
b Kopf von *Trimenopon jenningsi* (Kell. u. Paine), dorsal. Vergr. 120fach.

(Abb. 3 a), er kann sich aber auch nach unterhalb verlagern. In letzterem Fall ist das Auge nach unten geneigt (Abb. 3 b). Bei den Amblycera liegt der Augenmittelpunkt oberhalb der Achse, die Linse ist etwas nach oben gerichtet (Abb. 2). Außerdem ist von der Ventralseite her die untere Begrenzung der Antennenbucht vorgelagert, so daß hier ein Schauen nach unten nicht in Betracht kommt.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich die Frage, ob diese differenzierte Lage der Augen irgendeine Bedeutung für das Tier hat. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Erscheinung mit der Lebensweise und mit dem jeder Art eigenen Aufenthaltsort und der Bewegung im Gefieder oder Haarkleid des Wirtes in Beziehung bringt.

Bei Betrachtung der Totalpräparate fällt ferner die verschiedene Form und Größe der Augen auf. Am erstaunlichsten ist da zunächst

die Tatsache, daß einige Mallophagen jederseits eine Linse, andere dagegen zwei Linsen haben. Und es entstand daher die Frage, ob diese Verteilung zufällig oder systematisch bedingt sei. Um dies untersuchen zu können, mußte ich natürlich ein möglichst reichhaltiges Material heranziehen. Es gelang mir dann auch, außer meiner eigenen noch folgende Sammlungen durchzusehen: Im Entomologischen Museum-Dahlem, im Museum für Naturkunde-Berlin und die Privatsammlungen von Dr. HILDA SIKORA-Schöneberg und von Dr. MARTIN ZUNKER-Dahlem R.G.A. [1]). Auf diese Art und Weise waren mir über 200 verschiedene Species zugänglich. Und ich kam zu dem Resultat, daß die Amblycera zwei Linsen jederseits und die Ischnocera eine Linse haben. Somit ist also ein neues systematisches Merkmal für die beiden Unterordnungen der Mallophagen gegeben. Man braucht nur das Auge zu betrachten, um zu wissen, wohin die zu untersuchende Mallophage gehört. Voraussetzung ist allerdings, daß überhaupt Lichtsinnesorgane vorhanden sind. Es gibt nämlich auch blinde Arten. So konnte ich bei *Gyropus ovalis* N. auf keine Art und Weise auch nur Augenrudimente entdecken, während ich bei *Gliricola porcelli* (L.), der bisher stets als augenlos in der Literatur beschrieben worden ist, zunächst mit Hilfe

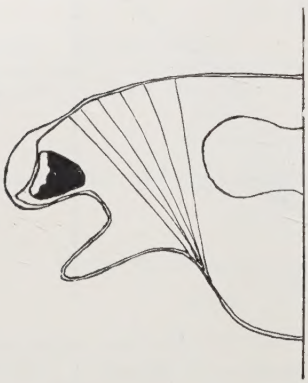

Abb. 2. Querschnitt durch den Kopf von *Eomenacanthus stramineus* (N.). Vergr. 120fach.

Abb. 3. a Querschnitt durch den Kopf von *Goniocotes hologaster* N. b Querschnitt durch den Kopf von *Bovicola bovis* (L.). Vergr. 120fach.

1) Ich möchte auch an dieser Stelle allen für ihre bereitwillige Unterstützung herzlich danken.

des Polarisationsmikroskops und dann auch mit dem gewöhnlichen Mikroskop zwei, wenn auch schwach ausgebildete Linsen entdecken konnte. Es ist ferner nicht immer ganz einfach, die Anzahl der Linsen zu erkennen. So machte mir *Trimenopon jenningsi* (Kell. u. Paine) zunächst einige Mühe; denn bei ihm ist die hintere Linse äußerst klein, so daß ich sie anfangs übersah. Durch diese Tatsache komme ich auf eine Erscheinung zu sprechen, die bei den Amblycera allgemein verbreitet ist, nämlich, daß die vordere Linse größer ist als die hintere. Dieser Größenunterschied ist meist nicht sehr erheblich und fällt nur bei näherer Betrachtung auf. Bei *Trimenopon jenningsi* ist er extrem ausgebildet (Abb. 12).

Abb. 4. *Goniocotes gigas* Taschenbg., im polarisierten Licht aufgenommen. Im Mittelpunkt des Bildes die stark doppelbrechende Linse. Vergr. 100fach.

**Polarisationsoptische Analyse.**

Wie schon erwähnt, war mir das Polarisationsmikroskop bei der Untersuchung der Mallophagenaugen behilflich. Die polarisationsoptische Analyse wurde im Mineralogischen Institut ausgeführt [1]). Ich konnte diese Methode anwenden, da die Linsen optisch anisotrop sind, d. h. nach verschiedenen Richtungen verschiedene optische Elastizität besitzen. Zwar ist auch das Körperchitin schwach doppelbrechend, aber man kann einen deutlichen Unterschied in der Stärke der Doppelbrechung erkennen. Die Linsen leuchten unter gekreuzten Nikols viel heller auf als das Körperchitin, wie man aus Abb. 4 u. 5 ersehen kann. Die Muskelzüge haben im polarisierten Licht eine ähnliche Helligkeit wie die Linsen, wie man in Abb. 5 erkennen kann. Abb. 5 zeigt *Gliricola porcelli*. Man sieht an der mit dem Pfeil gekennzeichneten Stelle das Aufleuchten der Linsen.

Ich habe die Objekte sowohl in Alkohol als auch in Xylol und Kanadabalsam untersucht. Überall konnte Doppelbrechung festgestellt werden, und zwar nahm bei steigenden Brechzahlen der Imbibitionsflüssigkeit das Aufleuchten im Dunkelfeld an Helligkeit zu.

1) Ich danke dem Leiter Herrn Prof. Dr. P. Ramdohr bestens für den Arbeitsplatz.

Um nun die Schwingungsrichtungen, d. h. die Lage der Hauptachsen der wirksamen Indexellipse zu untersuchen, muß man auf die Auslöschstellung achten. Löscht die Linse aus, so fallen die Achsenrichtungen ihrer Indexellipse mit den Schwingungsrichtungen der Nikols zusammen. Bei den Mallophagen, deren Linsen wenig nach außen vorgewölbt sind, löschen sie nach der Streifung; die eine Achse der wirksamen Indexellipse fällt also mit der Streifung der

Abb. 5. *Gliricola porcelli* (L.), im polarisierten Licht aufgenommen. Der Pfeil zeigt auf die Linsen. Die Zweizahl der Linsen ist an dieser Photographie nicht zu erkennen. Vergr. 230fach.

Abb. 6. *Haematopinis suis* (L.), im polarisierten Licht aufgenommen. Vergr. 100fach.

Linse zusammen. Bei denjenigen Tieren, deren Linse eine deutlich vorgewölbte Rundung zeigt, haben wir als Auslöscherscheinung das BREWSTERsche oder Sphäritenkreuz. Bei ihnen tritt ein den Schwingungsrichtungen der Nikols entsprechendes dunkles Kreuz auf, das bei Drehen des Objektes stehen bleibt. 2 Balken dieses Kreuzes können wir deutlich auf Abb. 4 erkennen. Die relative Größe der so gefundenen Indexellipsenachsen gibt den optischen Charakter der Linse an. Man bestimmt ihn mit Hilfe der Polarisationsfarben. Als Vergleichsplatte diente mir eine Gipsplatte, die zwischen gekreuzten Nikols als Polarisationsfarbe Rot 1 erzeugt. Die Balken des Sphäritenkreuzes erhalten dann die Farbe Rot 1: und die positiven Quadranten

erschienen in Subtraktions-, die negativen Quadranten in Additionsfarben. Wir haben also ein negatives Kreuz vor uns: mit anderen Worten: die große Achse der Indexellipse liegt tangential. Da in unserem Fall die aufbauenden Elemente radiär angeordnet sind, wie man leicht aus der feinen Streifung an Total- und Schnittpräparaten erkennen kann, so darf man aus dem negativen Charakter des Kreuzes auf den ebenfalls negativen Charakter der Elemente schließen.

Bei den nach der Streifung auslöschenden Linsen stellt man den optischen Charakter der Doppelbrechung auf dieselbe Art fest. Man bringt die Linse nacheinander in die beiden Diagonallagen. Einmal liegen die Indexellipsen in Gips und Objekt parallel, das andere Mal aber gekreuzt. In der ersten Stellung, der sogenannten Additionslage, addieren sich die Gangunterschiede von Gips und Linse, in der zweiten subtrahieren sie sich. Vergleicht man demnach die Farben der Linse in den beiden Diagonallagen, so weiß man, daß beim Auftreten der höheren Farbe die Indexellipsen in Objekt und Gips parallel liegen. Da in unserem Fall die Farbe im negativen Quadranten stieg, so können wir sagen, daß das Vorzeichen der Doppelbrechung negativ in bezug auf die Streifung ist.

Bei eingeschalteter Gipsplatte kann man auch in der unpigmentierten Zone der Retinazellen, der Rhabdomzone, bei einigen Mallophagen eine schwache Doppelbrechung erkennen, die man ohne Gipsplatte nicht mehr bemerkt. Bei *Goniocotes gigas* und *Goniocotes bidentatus* gelang es mir, den optischen Charakter dieser Schicht zu bestimmen. Er zeigte sich gerade entgegengesetzt wie der der Linse. Im negativen Quadranten fiel die Polarisationsfarbe, während sie im positiven stieg. Das Vorzeichen der Doppelbrechung ist also positiv in bezug auf die Streifung dieser Zone, die durch die Lage der Rhabdome bewirkt wird. Ob dieser optische Charakter nun durch Form- oder durch Eigendoppelbrechung bedingt ist, bleibt noch zu untersuchen.

## Form der Linse.

Schon öfter habe ich angedeutet, daß bei den Mallophagen die verschiedensten Linsenformen ausgebildet sind. In Abb. 8—22 sind die markantesten Typen wiedergegeben. Man findet sowohl in der Reihe der zwei- als auch in der der einlinsigen Augen alle Übergänge vom bestausgebildeten zum stark reduzierten Organ. Bei den Amblyceren findet man deutlich eine absteigende Linie von der gut

ausgebildeten bikonvexen über die plankonvexe Linse — und zwar ist einmal die konvexe, das andere Mal die plane Fläche nach außen gerichtet — bis hinab zu dem Auge, das überhaupt keine Linse mehr hat, bei dem die Cuticula in der Verlängerung der übrigen Körpercuticula über die lichtrezipierenden Elemente hinläuft, ohne

Abb. 7. *Liposcelis divinatorius*, MÜLL. Augen von der Dorsalseite gesehen. Die hinteren beiden Linsen sind größer als die 5 vorderen. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 9. Augen von *Myrsidea isostoma* (N.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 8. Augen von *Laemobothrion glutinans* N. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

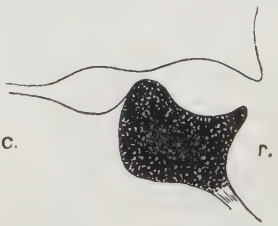


Abb. 10. Augen von *Colpocephalum flavescens* N. Vergr. 570fach.

sich vorzuwölben oder zu verdicken. Letzteres ist z. B. bei *Menopon gallinae* (L.) der Fall (Abb. 14). Bei den Ischnocera erkennen wir deutlich eine konvergente Entwicklungsreihe, nur daß wir hier einen noch größeren Formenreichtum haben. So gibt es auch Linsen, die mehr oder weniger kegelförmig sind, wobei sich die Spitze kaudal- oder rostralwärts neigen kann. Auch finden wir in dieser Unterordnung die Erscheinung des Sexualdimorphismus in der Ausbildung

der Linse, und zwar kommt dem Männchen die stärkere Konvexität zu, wie wir bei *Goniodes dissimilis* N. in Abb. 15 sehen.

Aus den Abb. 8—22, die alle bei 570facher Vergrößerung gezeichnet sind, kann man nicht nur die Variabilität der Linse erkennen, sondern auch gleichzeitig die verschiedensten Größen der Augen vergleichen. So konnte ich in dem zur Längsachse des Körpers parallelen Durchmesser der Linse Größenunterschiede von 22—125 $\mu$ messen. Aber aus dem Vergleich der absoluten Größe der Sehorgane

Abb. 11. Augen von *Eomenacanthus stramineus* (N.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

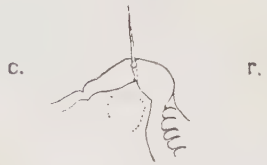


Abb. 13. Augen von *Gliricola porcelli* (L.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 12. Augen von *Trimenopon jenningsi* (Kell. u. Paine). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 14. Augen von *Menopon gallinae* (L.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

können wir keine weiteren Schlüsse ziehen, da ja die Körpergröße der Mallophagen ebenfalls sehr schwankt. Man muß vielmehr auf die relativen Augengrößen übergehen und diese miteinander vergleichen, um daraus eine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. So versuchte ich die Zusammenhänge zwischen relativer Augengröße, Linsenausbildung und Pigmentierung zu finden.

Bei der Betrachtung der Pigmentierung konnte ich keinerlei systematische Beziehungen erkennen. Wohl in jeder Gattung gibt es Vertreter, deren Augen pigmentlos sind. Ja es kommt sogar vor, daß dieselbe Species auf dem einen Wirt pigmentlose, auf einem

anderen schwach pigmentierte Augen hat, wie das z. B. bei *Esthiopterum anseris* der Fall ist. Das eine aber kann man sagen, daß die Sehorgane mit gut ausgebildeter Linse stets auch Pigment führen. Man kann so eine gewisse Parallele in der Reduktion des Lichtbrechungsapparates und des Pigments feststellen, womit aber nicht gesagt ist, daß dort, wo keine Linse ausgebildet ist, auch kein Pigment vorhanden ist. Ein Gegenbeispiel dafür ist *Menopon gallinae* (L.).

Abb. 15. Auge von *Goniodes dissimilis* N. a Männchen. b Weibchen. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

## Relative Augengröße.

Um nun zur relativen Augengröße überzugehen, so möchte ich darunter folgendes verstanden wissen: das Verhältnis Durchmesser der Linse Al zu Kopflänge Kl; und zwar ist der Durchmesser, der in der Längsachse des Tieres liegt, gemessen worden. Als ich diese Messungen durchführte und einen Teil meiner Resultate, d. h. einige Kopflängen — Augenmessungen sind meines Wissens noch nicht bekannt — mit Messungen aus der Literatur verglich, so mußte ich eine Differenz feststellen, die bei den verschiedenen Tieren konstant wiederkehrte. Ich habe die Messungen wiederholt durchgeführt und kam immer zu denselben Ergebnissen. Es konnte die Differenz also nicht durch Meßfehler bedingt sein. Außerdem lag der Unterschied außerhalb des wahrscheinlichen Fehlers der Einzelmessungen, den

ich mir aus folgender Formel berechnet habe: $w f_e = \frac{2}{3}\sqrt{\frac{\Sigma \varepsilon^2_n}{n-1}}$, wobei n die Anzahl der ausgeführten Messungen und ε die Abweichung der Einzelmessung vom Mittelwert ist. Für die Messung der Kopflänge erhielt ich den wahrscheinlichen Fehler von 2,3 %, während

Abb. 16. Auge von *Goniocotes gigas* Taschenbg. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

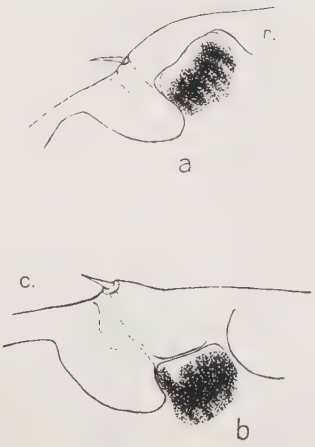


Abb. 17. Auge von *Goniocotes hologaster* N. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert. a Männchen. b Weibchen.

Abb. 18. Auge von *Goniocotes bidentatus* N. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert. a Männchen. b Weibchen.

er für die Breite des Kopfes 1,1 %, für die Länge des Tieres 0,4 % und für den Linsendurchmesser 1,25 % beträgt. Es muß also die Differenz in der Vorbehandlung der Objekte liegen. Meine Messungen waren an Kanadabalsampräparaten ausgeführt, während die Vergleichszahlen aus der Literatur an nach Faure behandelten Präparaten gewonnen waren. Zur Klärung dieser Frage habe ich lebende Tiere von *Gliricola porcelli* (L.) gemessen und über jedes Tier ge-

sondert Protokoll geführt. Einen Teil der Haarlinge behandelte ich nach FAURE weiter, während ich den anderen Teil nach Alkoholfixierung nach der üblichen Kanadabalsammethode einbettete. Nach 8 Tagen, 2 und 3 Monaten wiederholte ich dann die Messungen an den Dauerpräparaten und kam zu folgenden Ergebnissen:

| Behandlung | Kopflänge | Kopfbreite | Körperlänge |
|---|---|---|---|
| Alkohol | — 8,8 %<br>± 2,3 % | — 9,1 %<br>± 1,1 % | — 13,4 %<br>± 0,4 % |
| FAURE | + 2,2 %<br>± 2,3 % | + 4,9 %<br>± 1,1 % | — 4.8 %<br>± 0,4 % |

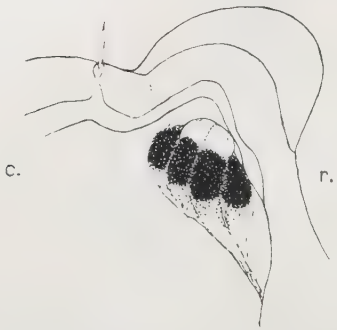


Abb. 19. Auge von *Eurytrichodectes paradoxus* STOBBE. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

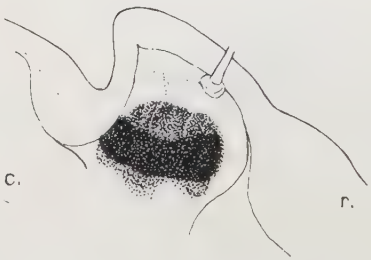


Abb. 20. Auge von *Philopterus aquilinus* (DENNY). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Aus obiger Tabelle, in der das Minuszeichen eine Schrumpfung, das Pluszeichen eine Quellung bedeutet, sieht man, daß die nach FAURE hergestellten Dauerpräparate in ihren Körpermaßen dem lebenden Tier am nächsten kommen. Aus der letzten Rubrik erkennt man, daß sich die Gesamtlänge verringert hat. Diese Verkleinerung beruht hauptsächlich auf der Schrumpfung des Abdomens, die nicht einmal ganz durch ein Quellung bewirkendes Einschlußmedium behoben werden kann. Die oben angegebenen Prozentzahlen sind natürlich nicht für alle Mallophagenspecies dieselben. Vielmehr hat jede Art gemäß dem Grad ihrer Chitinisierung eine arteigene Stärke der Schrumpfung resp. Quellung.

Aus diesen Untersuchungen kann man mit Klarheit erkennen, daß Meßzahlen aus der Literatur nicht absolut genommen werden dürfen, wenn nicht ausdrücklich gesagt ist, daß sie an lebendem

Material gewonnen wurden, oder wenn man nicht wenigstens die Vorbehandlung kennt.

Nach diesen Betrachtungen, die von allgemeinerem Interesse sein dürften, komme ich zu der Frage der relativen Augengröße zurück. Ich kam auf sie durch die Fragestellung, ob ein Zusammenhang mit der Linsenausbildung zu finden sei. Unter der relativen Augengröße Ra wollten wir verstehen: Ra = Al : Kl, wobei Al der Linsendurchmesser und Kl die Länge des Kopfes bedeutet. Der Übersichtlichkeit wegen gebe ich die Ergebnisse in Tabellenform:

| Species | Al | Kl | Ra |
|---|---|---|---|
| *Laemobothrion glutin.* | 0,177 | 1,664 | 0,106 |
| *Trimenopon jenningsi* | 0,048 | 0,321 | 0,150 |
| *Myrsidea isostoma* | 0,068 | 0,318 | 0,215 |
| *Colpocephalum flavesc.* | 0,076 | 0,342 | 0,221 |
| *Eomenacanthus stram.* | 0,094 | 0,400 | 0,234 |
| *Menopon gallinae* | 0,074 | 0,299 | 0,249 |
| *Eurytrichodectes parad.* | 0,069 | 0,473 | 0,146 |
| *Goniocotes gigas* | 0,129 | 0,980 | 0,132 |
| *Goniodes dissimilis* | 0,107 | 0,794 | 0,132 |
| *Goniocotes hologaster* | 0,045 | 0,345 | 0,131 |
| *Goniocotes bidentatus* | 0,042 | 0,387 | 0,108 |
| *Procavicola univirg.* | 0,040 | 0,387 | 0,103 |
| *Degeeriella varia* | 0,042 | 0,480 | 0,088 |
| *Lipeurus heterographus* | 0,050 | 0,627 | 0,079 |
| *Philopterus subflavesc.* | 0,035 | 0,495 | 0,071 |
| *Degeeriella cycloth.* | 0,023 | 0,324 | 0,070 |

Die obige Tabelle zeigt, daß bei den Amblyceren, der Unterordnung, die die lebhafteren Tiere umfaßt, die relative Augengröße mit der besseren Ausbildung der Linse abnimmt. Je größer der Linsendurchmesser, desto größer ist die Öffnungsweite des Auges, desto mehr Licht kann also aufgenommen werden. Bei den gut entwickelten Sammellinsen ist die Öffnungsweite relativ kleiner als bei den Augen mit schlecht ausgebildeter oder fehlender Linse. Der Effekt, die ausgenutzte Lichtmenge, ist ungefähr dieselbe. Bei den Ischnoceren dagegen, bei der an den Parasitismus am meisten angepaßten Gruppe, ist eine parallele, regressive Entwicklung der Linsen und der relativen Augengröße zu erkennen, wie man aus dem Vergleich der letzten Rubrik mit den Abb. 15—22 erkennen kann. Und zwar haben diejenigen Tiere, die die 3 Linsentypen am markantesten ausgebildet zeigen, die größte relative Augengröße. So vertritt *Goniocotes gigas* mit Ra = 0,132 den Typ der bikonvexen, *Goniodes dissimilis* mit Ra = 0,132 den der konkavkonvexen und

*Eurytrichodectes paradoxus* mit Ra = 0,146 den der irregulär ausgebildeten, kegelförmigen Linse.

## Morphologie des Sehorgans.

Das Auge der Mallophagen baut sich stets aus folgenden 2 Hauptbestandteilen auf: aus dem Lichtbrechungsapparat (der cuticulären Linse) und den lichtrezipierenden Elementen (den Retinazellen mit ihren Nervenfortsätzen). Hinzu kommt noch die basophile Schicht, die Corneagenzellen.

Bei der Linse, die ein Teil der allgemeinen Körpercuticula ist und lediglich eine lokale Verdickung oder Vorwölbung darstellt, erkennt man deutlich eine Querstreifung. Ihrer glashellen Beschaffenheit wegen ist sie scharf von dem meist pigmentierten

Abb. 21. Auge von *Lipeurus heterographus* N. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 22. Auge von *Degeeriella cyclothorax* (N.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Körperchitin abgegrenzt und zeigt in vielen Fällen eine Einteilung in 3 Zonen. Diese unterscheiden sich durch ihre Färbbarkeit, die wieder durch ihre Konsistenz bedingt ist; denn je härter die Teile, desto weniger werden sie von Farbstoffen tingiert. Bei Eisenhämatoxylin haben wir dagegen das umgekehrte Verhältnis: die weicheren Teile sind heller gefärbt. Die sehr dünne äußere Schicht, die sich durch starke Lichtbrechung auszeichnet, nimmt keine Farbe an. Die der Corneagenschicht anliegende innere Zone ist ihrer weicheren Beschaffenheit wegen am reichlichsten gefärbt, während die Mittelschicht die Farbe weniger gut annimmt. Man ersieht daraus, daß die Stärke der Chitinisierung von innen nach außen hin zunimmt. Diese 3 Zonen sind übrigens in dem Körperchitin wiederzuerkennen (Abb. 42), nur daß sich die Mächtigkeit der einzelnen Gebiete etwas verschiebt. Es überwiegt hier die mittlere, härtere Schicht, die sich außerdem durch das Vorhandensein von Pigment auszeichnet. Überhaupt ist die Linse in ihrer Gesamtheit viel weicher als die Cuticula. In der Gegend, wo das Körperchitin in die Linse

übergeht, fällt eine Stelle besonderer Pigmentierung auf. Sie stellt einen Teil des dunklen Ringes dar, der die Linse begrenzt, und den man schon am Totalpräparat erkennen kann. Seine Aufgabe ist vermutlich eine irisartige Schutzwirkung.

Die Linse der Mallophagenaugen geht nicht ganz glatt in die Körpercuticula über, sondern man erkennt im Schnitt eine Vorwölbung des Chitins samt Hypodermis nach innen. Eine besonders starke Verdickung tritt am distalen Ende auf. Durch diesen Chitinring ist der zellige Anteil des Auges nicht nur von vorn durch die Linse, sondern auch von allen Seiten her von Chitin umgeben. Nur zum Zentrum zu ist das Auge für den Austritt der Nerven offen. Hierin ist eine Ähnlichkeit zu dem Facettenauge vorhanden, das auch von der ringförmigen Chitinstützleiste umgeben ist.

Abb. 23. Auge von *Pediculus corporis* De Geer. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Abb. 24. Auge von *Haematopinus suis* (L.). Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

An die Linse schließt sich nach innen zu ohne irgendwelchen Zwischenraum die corneagene oder basophile Schicht an, deren Aufgabe in der Linsenbildung besteht. Da die Linse bei der Häutung stets mit erneuert wird, findet man diese Schicht auch noch bei erwachsenen Tieren vor. Sie ist nicht im Laufe der Ontogenese

umgebildet oder verloren gegangen. Bei vor der Häutung stehenden Exemplaren sind die einzelnen Corneagenzellen, wie auch die Hypodermiszellen, besonders lang, so daß die Schicht sehr breit wirkt.

Die corneagene Schicht, die selten schmäler als die benachbarte Hypodermis ist, ist stets einschichtig und setzt sich aus kubischen Zellen mit kugeligen bis ellipsoiden, ja oft sehr länglichen Kernen zusammen, die sich durch zahlreiche kleine und meist ein größeres Chromatinbröckchen auszeichnen. Das Plasma dieser Zellen ist von grobkörniger Struktur und stark basophil.

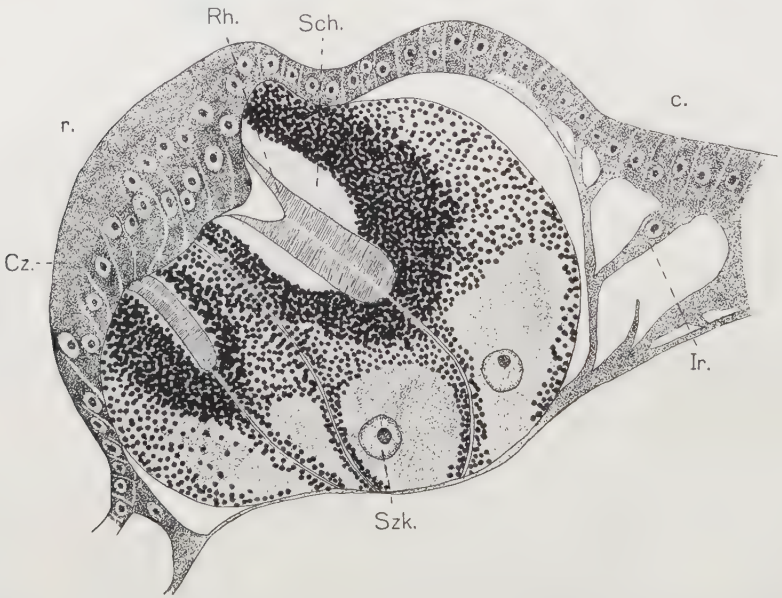


Abb. 25a. Horizontalschnitt durch den Kopf von *Laemobothrion titan* PIAGET. Vergr. 1350fach. Auf $^2/_3$ verkleinert. Die Linse und die Körpercuticula sind nicht mitgezeichnet.

An den Übergangsstellen zur gewöhnlichen Hypodermis verbreitert sich manchmal die corneagene Schicht. Diese als Iris bezeichnete Bildung (Abb. 25a) ist ebenfalls einschichtig und besteht aus langen schmalen Zellen mit länglichen Kernen, die eine gleiche Chromatinverteilung wie die Corneagenzellen aufweisen. Pigment konnte in den basophilen Zellen nie entdeckt werden.

Proximal folgt auf die corneagene Schicht die Retina. Man kann in ihr meistens 2 Zonen erkennen: eine distale, völlig pigmentlose und eine pigmentierte Zone. Die pigmentlose Zone zeigt in der

Achse des Auges eine größere Mächtigkeit. Die Pigmentzone, die auf der Art der Pigmentverteilung in den einzelnen Sehzellen beruht, ist nach der distalen Seite immer scharf abgegrenzt, während sie proximal je nach der Lage des Kernes in der einzelnen Sehzelle eine unregelmäßigere Grenze aufweist. Die Sehzellen selbst sind lange prismatische Zellen, die sich hinter dem Kern verjüngen und in den Nervenfortsatz übergehen. Das schwarzbraune Pigment, das in verschiedensten Körnchengrößen vorkommt, ist in den einzelnen Sehzellen so eingelagert, daß es meist nur die peripheren Teile erfüllt. Es stellt so gewissermaßen eine Pigmentröhre um den pigmentlosen, zentralen Teil der Zelle dar. Proximal reicht das Pigment gewöhnlich bis zum Kern, jedoch kann auch dieser noch von einer mehr oder weniger großen Anzahl von Pigmentkörnern umgeben sein. Im distalen, meist völlig pigmentfreien Ende der Sehzelle findet man die Rhabdome ausgebildet, so daß man diese pigmentlose Zone auch als Rhabdomzone bezeichnen kann. Sie ist ungefähr ein Drittel so lang wie die Sehzelle selbst. An den Berührungsflächen je zweier Sehzellen bilden sich die sich mit Chromotrop 2R stark färbenden Rhabdomere, die sich zu verschieden geformten Rhabdomen zusammenschließen. Bei vielen Mallophagen fällt das Rhabdom durch seinen großen Querdurchmesser auf. In einigen Fällen (Abb. 25—27) zeigen die Rhabdome deutlich die Struktur von Stiftchensäumen mit anschließender Schaltzone. In den meisten Fällen erscheint jedoch das Rhabdom völlig homogen, so daß man eine ultramikroskopisch feine Struktur annehmen muß.

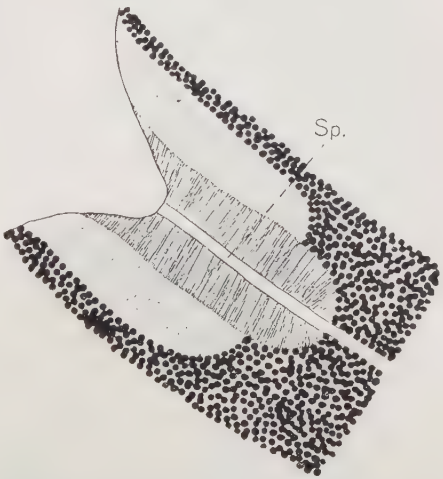


Abb. 25b. Horizontalschnitt durch den Kopf von *Laemobothrion titan* Piaget. Ein Rhabdomer stärker vergrößert. Vergr. 2300fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Wie schon gesagt, gehen die Sehzellen in die Nervenfortsätze über, die sich zum Nervus opticus vereinigen. Dieser besteht sowohl bei den Amblycera als auch bei den Ischnocera deutlich aus 2 Strängen.

Nerv und Retina werden nach innen von einer sehr dünnen Membran bekleidet, die vermutlich eine Fortsetzung des Neurilemms ist, einer Membran, die bekanntlich das Gehirn allseitig umhüllt. Diese Membran endet an der Übergangsstelle der Hypodermis zu den Corneagenzellen.

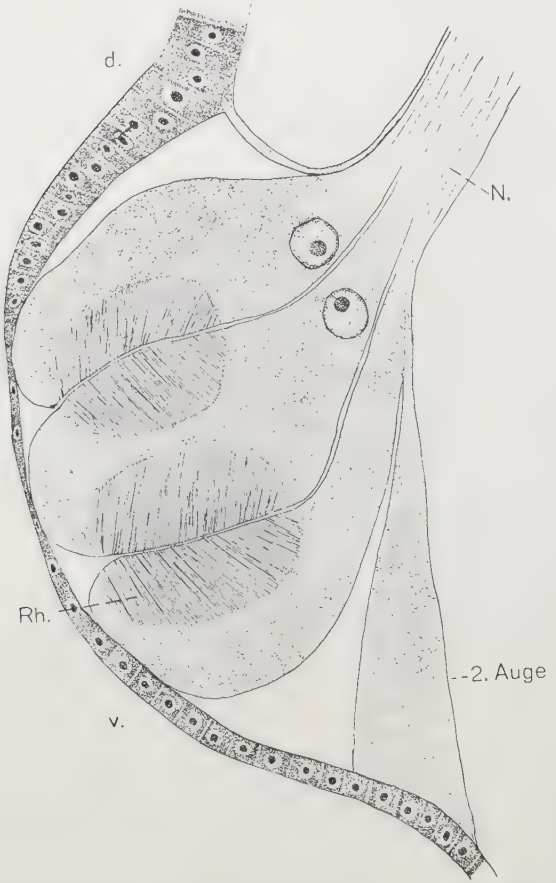


Abb. 26. Querschnitt durch den Kopf von *Laemobothrion titan* PIAGET. Auge entpigmentiert. Die Linse ist nicht gezeichnet. Vergr. 1350fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

### *Laemobothrion titan* (PIAGET).

(Abb. 25—27.)

Bei den speziellen Untersuchungen beginne ich mit der Beschreibung einer Species aus einer Familie der Amblyceren, die die absolut größten Tiere aufweist. Wir haben dabei den Vorteil, daß die einzelnen Organe relativ groß sind, und daß man die morphologischen Verhältnisse gut erkennen kann. *Laemobothrion titan* ist ein Federling mit gut ausgebildeten Sehorganen. Und zwar sind auf jeder Seite 2 konkavkonvexe Linsen vorhanden, welche mehr neben- als hintereinander liegen. Die beiden Linsen sind stark nach außen vorgewölbt und liegen auf einer kleinen Erhöhung des Kopfes. Vor allen Dingen ist zwischen ihnen eine deutliche Vorwölbung zu erkennen.

An die innere Begrenzungsfläche der Linse schließt sich die corneagene Schicht an. Sie ist einschichtig und besteht aus prismatischen Zellen, deren Querschnitt viereckig bis polygonal ist (Abb. 27 b).

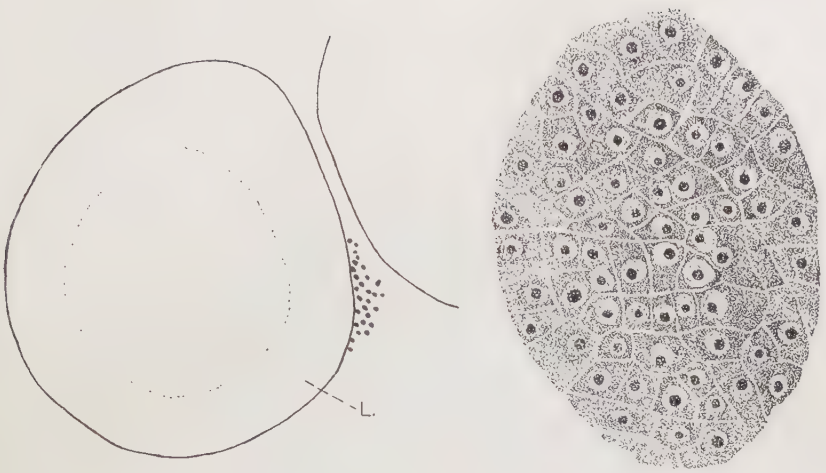


Abb. 27. *Laemobothrion titan* Piaget. Kopf tangential geschnitten. a Linsen quer getroffen. b Corneagenzellen quer getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Kerne der Corneagenzellen haben die Form eines Ellipsoids, wie sich aus Längs- und Querschnitten durch sie ergibt. Ihr Chromatin ist zentral zusammengeballt. Das Plasma ist grobkörnig, dicht und basophil. Die Corneagenzellen unterscheiden sich von der Hypodermis kaum an Breite. An der Übergangsstelle der beiden Schichten ist eine Iris ausgebildet, wie man an Horizontalschnitten gut erkennen kann (Abb. 25a).

Abb. 27c. *Laemobothrion titan* Piaget. Kopf tangential geschnitten. Ein Auge in Rhabdomhöhe quer getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

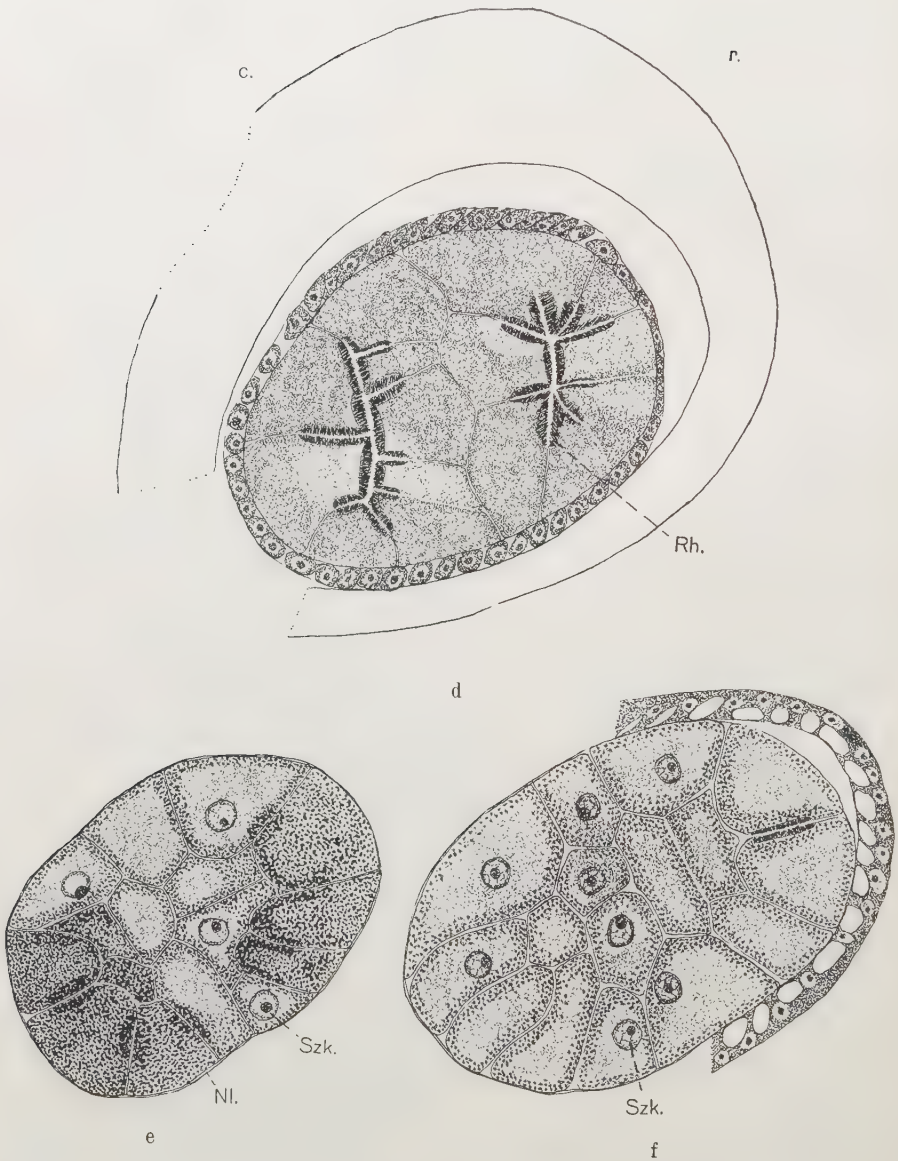


Abb. 27. *Laemobothrion titan* PIAGET. Kopf tangential geschnitten. d Beide Augen in Rhabdomhöhe quer geschnitten. Schnitt entpigmentiert. e Beide Augen in Höhe der Kerne, z. T. direkt unter den Rhabdomen getroffen. f Etwas tiefer liegender Schnitt. Das Pigment ist überall wandständig. Vergr. 650fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Sehzellen liegen nicht, wie man an Querschnitten sieht (Abb. 27 d—f), gesondert unter jeder Linse, sondern sie haben sich zu einem großen Komplex vereinigt. Es sind zusammen 16 Retinazellen vorhanden. In ihnen kann man nicht 2 Zonen unterscheiden. Vielmehr ist die Sehzelle in ihrer ganzen Länge mit Pigment erfüllt, und zwar ist der distale Teil, die Rhabdomzone, vollständig pigmentiert, während der proximale Teil das Pigment nur peripher enthält, so daß die Kerne also in pigmentfreiem Plasma liegen.

In der distalen Zone, in der der ganze Sehzellraum mit Pigment angefüllt ist, sind, wie schon gesagt, die Rhabdome ausgebildet. Je 8 Sehzellen bilden ein Rhabdom. So sind also auf jeder Seite des *Laemobothrion*-Kopfes 2 Rhabdome ausgebildet. Jedes Rhabdom setzt sich aus den Rhabdomeren zusammen, die die 8 Sehzellen an ihren Berührungsflächen bilden. Nicht längs der ganzen Berührungsflächen wird das Rhabdomer ausgebildet, sondern nur distal und zentral. Das Rhabdom hat also im Querschnitt die Form eines Balkens, an dem sich 8 kleine Querbalken befinden, die mit der Längsseite den Hauptbalken berühren. In der Mitte kann man deutlich den Spaltraum erkennen, der dieselbe Form wie das Rhabdom hat. An den Stellen, wo sich die beiden 8teiligen Sehzellgruppen berühren, sind natürlich keine Rhabdomere ausgebildet.

Abb. 27 g. *Laemobothrion titan* Piaget. Kopf tangential geschnitten. Nerven quer getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Rhabdomere zeigen deutlich die Struktur von Stiftchensäumen, wie man sowohl an Quer- als auch an Längsschnitten beobachten kann. Auf die helle Zone, die Schaltzone, die das Rhabdom umgibt (Abb. 25 a, b), folgt eine Zone stärkster Pigmentierung. Auch direkt unter den einzelnen Rhabdomeren ist das Pigment stark angehäuft.

Im proximalen Teil der Sehzelle, in dem das Pigment wandständig ist, liegt der Zellkern. Er besitzt einen Nukleolus und kleine Chromatinbröckchen, die den Lininfasern anhängen. Die Kerne sind von kugeliger Gestalt. Das Plasma der Retinazellen ist sehr feinkörnig.

Bei den Sehzellgruppen tritt unterhalb der Rhabdome eine Lageveränderung ein, welche man gut an Querschnitten duch das Auge verfolgen kann. Während die Sehzellen in Rhabdomhöhe um das Rhabdom im Oval so angeordnet sind, daß ihre zentralen Flächen am Rhabdom, die gegenüberliegenden sich an der Peripherie der

Sehzellgruppe befinden, liegen die Retinazellen unterhalb so, daß eine Zelle in die Mitte gerückt ist und die 7 anderen um sie herum angeordnet sind.

Der basale Teil der Retinazelle geht in die Nervenfaser über (Abb. 26), in der noch vereinzelt Pigmentkörner vorhanden sind. Die 8 Nervenfasern einer Zellgruppe vereinigen sich zu einem Nervenstrang. Die beiden Stränge sind wieder deutlich voneinander getrennt, wie man am Querschnitt Abb. 27 g beobachten kann.

### *Menopon gallinae* (LINNÉ).
(Abb. 28—30.)

Ich will nun zur Besprechung von *Menopon gallinae* übergehen, weil man hier ähnliche Rhabdomverhältnisse wie bei *Laemobothrion titan* findet. Bei *Menopon gallinae* ist keine Linse ausgebildet; die Körpercuticula zieht über das Auge hin, nur daß sie an dieser Stelle glashell und unpigmentiert ist. Die beiden Augen liegen direkt hintereinander, ohne irgendwelche Vorwölbung oder Verdickung zu bilden. Die corneagene Schicht besteht aus schmalen, flachen Zellen, deren Längsachse parallel zur Cuticula liegt. Das Plasma der Corneagenzellen ist grobkörnig und stark basophil. Die Kerne sind langgestreckt und enthalten viele Chromatinbröckchen. An den Übergangsstellen zur Hypodermis ist eine Iris ausgebildet.

Die Sehzellgruppen bestehen bei *Menopon gallinae* aus je 6 Retinazellen, die ein Rhabdom bilden, das ganz ähnlich dem von *Laemobothrion titan* gebaut ist Nur kann man hier keinen Spaltraum erkennen. Die Rhabdome sind ungefähr halb so lang wie die Sehzellen. Die Rhabdomere sind an den distalen Berührungsflächen der Retinazellen vom Zentrum bis zur Peripherie ausgebildet, wie man am Querschnitt (Abb. 30) erkennen kann. Sie zeigen keinerlei Stiftchensaumstruktur, sondern erscheinen homogen. Eine Schaltzone ist nicht erkennbar.

Die Sehzellen sind deutlich in 2 Zonen geteilt. Die schon erwähnte Rhabdomzone ist hier ohne jede Spur von Pigment. Das Plasma ist dünn und feinkörnig gebaut. Der proximale Teil, der direkt unter den Rhabdomen beginnt, ist pigmentiert, und zwar ist zunächst der ganze Zellraum mit Pigment erfüllt. Auch bei *Menopon gallinae* ist die Stelle stärkster Pigmentierung direkt unter dem Rhabdom. In dem schwarzbraunen Pigment findet man zwei verschiedene Körnchengrößen, eine mittlere und eine größere. Auf dem Querschnitt (Abb. 30) treten diese verschiedenen Größen deutlich hervor.

Zur Basis der Sehzellen hin nimmt das Pigment ab und ist nur peripher angeordnet. In diesem letzteren Teil liegen die kugeligen bis ellipsoiden Zellkerne, die einen größeren und mehrere kleine, wandständige Chromatinbrocken enthalten. Die Retinazellen gehen basal in die Nervenfasern über, die in zwei langen, aneinanderliegenden Strängen zum Gehirn ziehen.

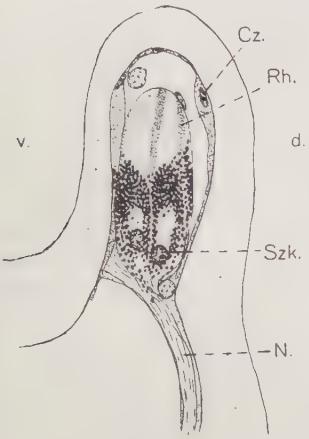


Abb. 28. *Menopon gallinae* (L.). Kopf quer geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

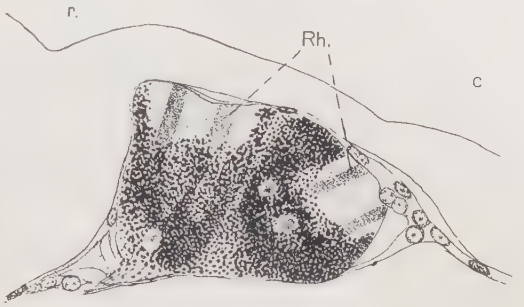


Abb. 29. *Menopon gallinae* (L.). Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

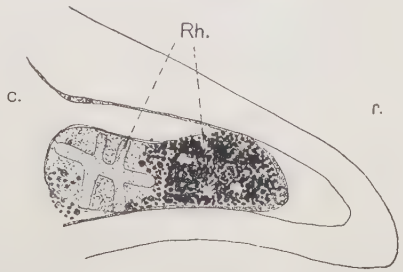


Abb. 30. *Menopon gallinae* (L.). Längsschnitt durch den Kopf. Augen etwas schräg getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert. Das vordere Auge ist tiefer getroffen als das hintere.

## *Eomenacanthus stramineus* (Nitzsch).

(Abb. 31—33.)

*Eomenacanthus stramineus* hat 2 hintereinanderliegende, bikonvexe Linsen, von denen die vordere erheblich größer ist. Die innere Linsenwölbung ist gut ausgebildet, während die äußere nur schwach angedeutet ist. Unter der vorderen Linse besteht die Corneagenschicht aus schmalen, abgeplatteten Zellen mit länglichen Kernen, die sich durch kleine, meist wandständige Chromatinkörnchen auszeichnen. Das Plasma ist relativ feinkörnig. Unter der hinteren Linse sind die Linsenbildungszellen bedeutend höher gebaut. Ihre Kerne sind ellipsoid und ähneln in der Struktur denen aus dem vorderen Auge. Jedoch liegen über dem Rhabdom Zellen, die durch

gröberes Plasma gekennzeichnet sind, deren Kerne eine andere Struktur aufweisen. Sie sind kugelig und bestehen aus einer äußeren hellen und einer inneren dunkel gefärbten Zone; letztere stellt eine

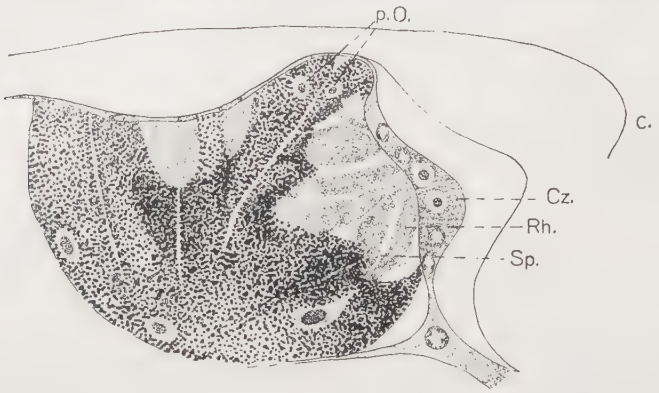


Abb. 31. *Eomenacanthus stramineus* (N.). Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

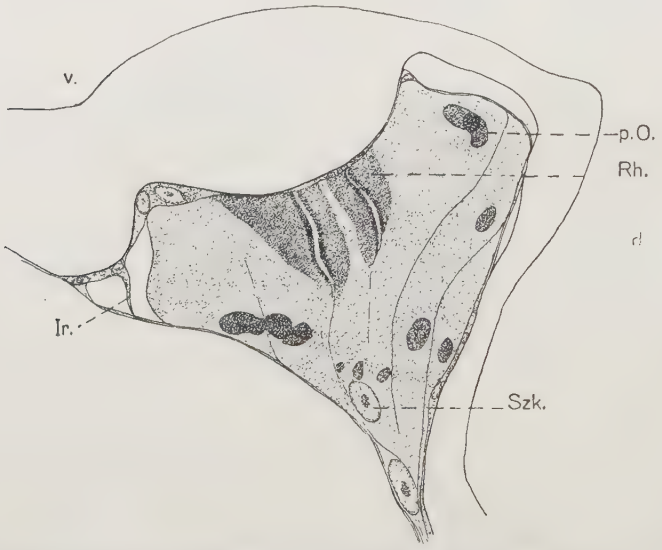


Abb. 32. *Eomenacanthus stramineus* (N.). Querschnitt durch den Kopf. Das vordere Auge ist getroffen. Schnitt entpigmentiert. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Anhäufung kleinster Chromatinkörnchen dar. An den Übergangsstellen zur Hypodermis ist eine Iris angedeutet.

Die Zweizonigkeit der Retinazelle ist hier nicht ganz durchgeführt. Wohl ist die Rhabdomzone pigmentfrei. Das Plasma

zwischen den einzelnen Rhabdomeren, das auf einen ziemlich schmalen Zwischenraum beschränkt ist, enthält kein Pigment. Aber der distale Teil der Sehzellen, der peripher von den Rhabdomeren liegt, ist pigmentiert. Man kann dies sowohl an Quer- als auch an Längsschnitten durch das Auge beobachten. An Längsschnitten ist das Pigment becherförmig angeordnet. In diesem Becher sitzen die Rhabdomere mit dem dazwischenliegenden schmalen Plasmastreifen. Auch ist der ganze Zellraum mit Pigment angefüllt. Nur um die Zellkerne findet man manchmal einen kleinen pigmentfreien Raum.

Die Rhabdomere haben gegenüber den der beiden schon betrachteten Mallophagen an Breite zugenommen, so daß der Zwischenraum zwischen ihnen sehr verschmälert ist. An Längsschnitten durch das Auge kann man auch den Spaltraum in den Rhabdomeren und eine um ihn herumliegende dunkler gefärbte Zone erkennen. Eine Stiftchensaumstruktur konnte ich nirgends entdecken, immer erschienen die Rhabdome, die rasch nach der Basis zu an Breite abnehmen, homogen. Eine Schaltzone konnte ich ebenfalls nicht finden.

Abb. 33. *Eomenacanthus stramineus* (N.). Längsschnitt durch den Kopf. Das vordere Auge ist getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Zellkerne der 8 Retinazellen eines Auges liegen an der Basis. Sie sind ellipsoid und haben das Chromatin in der Mitte zusammengeballt. Was besonders in dem Auge von *Eomenacanthus stramineus* auffällt, das ist die Erscheinung einer Anzahl von kleinen, mittleren und großen dunkelgefärbten, punktförmigen Gebilden, die ich mit den punktförmigen Organicula von Constantineanu identifizieren möchte. Diese Gebilde sind in allen Höhen der Retinazelle zu finden. Sie sind fast alle von einem hellen Hof umgeben, nur die kleinen scheinen ihn zu entbehren. Die Ähnlichkeit dieser

Körperchen mit den Zellkernen ist groß. Ich kann sie aber doch nicht dafür ansehen, weil sie so zahlreich sind. Ferner ist ihre Größe so verschieden und außerdem sind sie über alle Regionen der Retinazelle verteilt. Ihre Funktion ist nicht bekannt. Ich möchte diese punktförmigen Organicula für irgendwelche Degenerationserscheinungen halten.

Abb. 34. *Colpocephalum ochraceum* N. Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Abb. 35. *Colpocephalum ochraceum* N. Kopf quer geschnitten. Pigment z. T. herausgelöst. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

### *Colpocephalum ochraceum* (NITZSCH).

(Abb. 34—36.)

*Colpocephalum ochraceum* besitzt 2 hintereinanderliegende, schwach bikonvexe Linsen. An die innere Linsenwölbung schließen sich die corneagenen Zellen an, die äußerst schmal und abgeplattet sind. Ihre Kerne sind langgestreckt und führen ein größeres und viele kleine, randständige Chromatinbröckchen. Das Plasma ist ziemlich hell und feinkörnig.

In den beiden Retinae kann man gut 2 Zonen unterscheiden. Die distale ist unpigmentiert. Sie nimmt von der Mitte zur Peripherie zu ab. In ihr sind die Rhabdome ausgebildet, die noch mehr gegenüber der eben betrachteten Art an Mächtigkeit zunehmen. Der plasmatische Teil in dieser Zone ist sehr reduziert. Unter der

corneagenen Schicht stoßen die Rhabdomere fast zusammen, nur ein ganz kleiner plasmatischer Streifen ist übriggeblieben, wie man am Querschnitt (Abb. 36 a) erkennen kann. Im ersten Augenblick könnte man diesen dünnen, hellen Raum für den Spaltraum halten. Auf den folgenden Schnitten kann man aber sehen, daß dieser schmale Strich immer breiter wird, bis er am Ende der Rhabdomere diese sogar an Breite übersteigt. Auf proximalen Querschnitten hat also das Rhabdom Ähnlichkeit mit dem von *Menopon gallinae*. Wir haben es hier demnach mit einem Rhabdom zu tun, dessen Rabdomere an ihren basalen Enden nur zentral zusammenhängen. Je weiter man

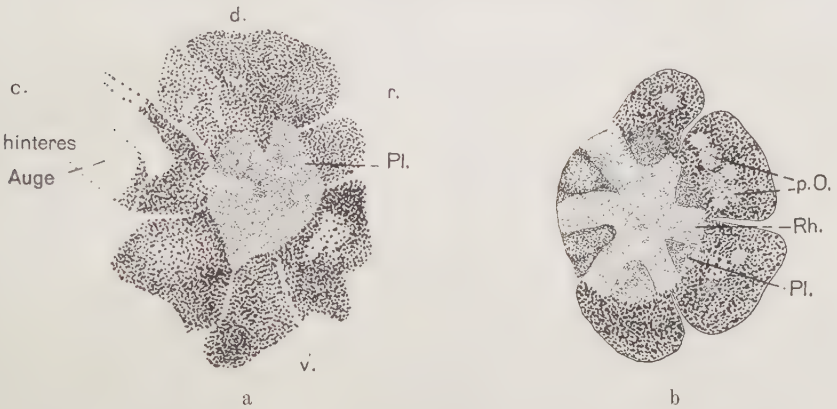


Abb. 36. *Colpocephalum ochraceum* N. Kopf längs geschnitten. Pigment z. T. herausgelöst. a Distale Rhabdomzone des vorderen Auges quer getroffen. b Proximaler Teil der Rhabdomzone quer getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

die Rhabdomere distalwärts verfolgt, desto mehr nähern sich auch die peripheren Enden einander, und unter der Corneagenschicht sind sie fast miteinander verschmolzen. Spalträume konnte ich an Querschnitten durch das Auge nie sehen, wohl waren sie gelegentlich an Längsschnitten zu erkennen. Das Rhabdom ist homogen gebaut und zeigt keine Stiftchensaumstruktur. Eine Schaltzone ist nicht vorhanden.

Die 6 Sehzellen einer Sehzellgruppe sind in ihrem proximalen Teil stark mit Pigment angefüllt, das über den ganzen Zellraum verteilt ist. Erst an der Basis der Zelle, kurz unterhalb der Kernregion, wird das Pigment spärlicher und ist schließlich an der Stelle, an der die Retinazellen in den Nerven übergehen, vollständig verschwunden. Die kugeligen Zellkerne haben das Chromatin in der

Mitte zu einem Klümpchen vereinigt. Das darumliegende Plasma ist hell und fein strukturiert. Auch in diesem Auge findet man die punktförmigen Organicula, die sich hauptsächlich in der Rhabdomzone befinden, wie man an Abb. 36b erkennen kann.

### *Gliricola porcelli* (Linné).
(Abb. 37.)

Ich möchte nun eine Art besprechen, die bisher in der Literatur stets als augenlos bezeichnet worden ist. Wir finden bei *Gliricola porcelli* auch nicht solche gut ausgebildeten Augen wie bei den bisher besprochenen Species. Aber Augenrudimente sind deutlich zu erkennen. Direkt hinter der Antennenbucht liegen die beiden Linsen, zwischen denen sich eine Sinnesborste befindet. Sie sind schwach bikonvex ausgebildet. Unter den beiden Linsen ist die corneagene Schicht, die aus abgeplatteten Zellen besteht, nur schwer erkennbar. Darunter liegt eine Zellanhäufung, in der man verschiedenartige Kerne sehen kann. Z. T. enthalten die kugeligen bis ellipsoiden Kerne ein größeres und mehrere kleinere Chromatinbröckchen. In anderen Zellen ist der ganze Kern mit Chromatin angefüllt. Er erscheint also sehr dunkel, fast schwarz gefärbt, nur einige hellere Stellen sind in ihm sichtbar. Und dann findet man noch Übergänge zwischen diesen beiden Kerntypen. In ihnen ist das Chromatin in großen Brocken vorhanden, die fast die ganzen Kerne erfüllen. Eine deutliche Gruppierung der Sehzellen ist nicht durchgeführt, wohl ist die Richtung schon gut zu erkennen. Pigment ist in den Zellen nicht vorhanden, auch ist nirgends eine Spur des Rhabdoms zu erkennen. An einigen Zellen kann man sehen, daß sie in eine Nervenfaser übergehen. Einen Nervus opticus konnte ich auf keiner Schnittserie verfolgen.

Abb. 37. *Gliricola porcelli* (L.). Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Nachdem man nun einige Typen der Amblycerenaugen kennengelernt hat, weiß man, daß sie mit Ausnahme des stark reduzierten *Gliricola*-Auges in den wesentlichen Bestandteilen übereinstimmen. Nur im Bau der Rhabdome sind größere Unterschiede vorhanden. Wir finden alle Übergänge zwischen dem Rhabdom von *Laemobothrion titan*, das wir wohl als das primäre annehmen dürfen, und dem von

*Colpocephalum ochraceum*. Ersteres hat eine gut sichtbare Stiftchensaumstruktur. Sein Querschnitt stellt einen Balken mit kleinen Querbalken dar. Die einzelnen Rhabdomere sind schmal gebaut. In den anderen Typen zeichnen sich dann die Rhabdomere durch immer zunehmende Mächtigkeit aus. Bis sie schließlich so breit werden, daß der plasmatische Anteil der Sehzelle zwischen ihnen auf einen ganz schmalen Raum beschränkt wird, der als heller Strich zwischen den Rhabdomeren liegt. Der Querschnitt wirkt dann rosettenförmig.

### *Goniocotes gigas* Taschenberg.

(Abb. 38—40.)

Die Sehorgane der Ischnoceren, die sich von den Amblycerenaugen durch die Ausbildung nur einer Linse deutlich unterscheiden, zeigen in ihrem inneren Bau und in der Zuordnung der einzelnen Elemente gewisse Ähnlichkeiten. Ein Beispiel dafür ist auch *Goniocotes gigas*. Die plankonvexe Linse ist gut ausgebildet. Die nach außen gerichtete konvexe Seite ist stark vorgewölbt. Im Zentrum wird die Linse durch ein Sinneshaar durchbohrt. Dadurch erscheint sie auf medianen Schnitten zweigeteilt und zeigt so etwa eine Übereinstimmung mit Amblycerenlinsen (Abb. 38).

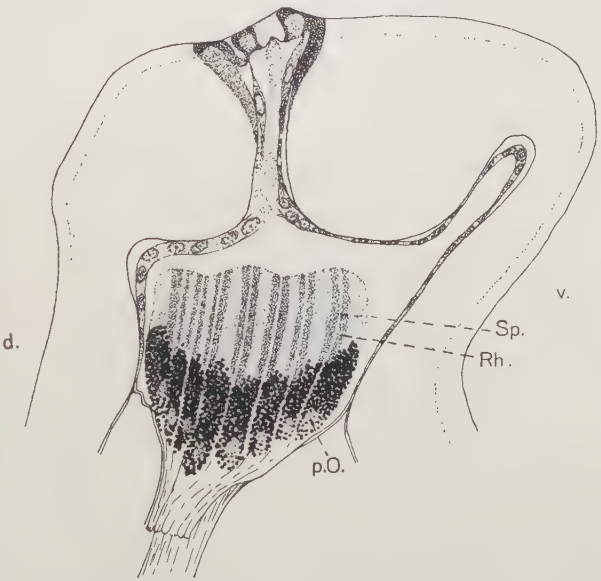


Abb. 38. *Goniocotes gigas* Taschenbg. Kopf quer geschnitten. Vergr. 650fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

An die plane Fläche der Linse schließt sich die Linsenbildungsschicht an, die aus prismatischen Zellen mit ellipsoiden Kernen besteht. Das Plasma dieser Schicht ist grobkörnig und stark basophil.

Die Kerne enthalten ein großes, in der Mitte liegendes und viele kleine, randständige Chromatinkörnchen. Eine irisartige Bildung konnte bei den Ischnoceren nie festgestellt werden. Stets geht die corneagene Schicht ohne weiteres in die Hypodermis über, deren Zellen den Corneagenzellen auffallend gleichen. An der Übergangsstelle sieht man die den Nerven und die Retina umgebende dünne Membran in die Hypodermis übergehen.

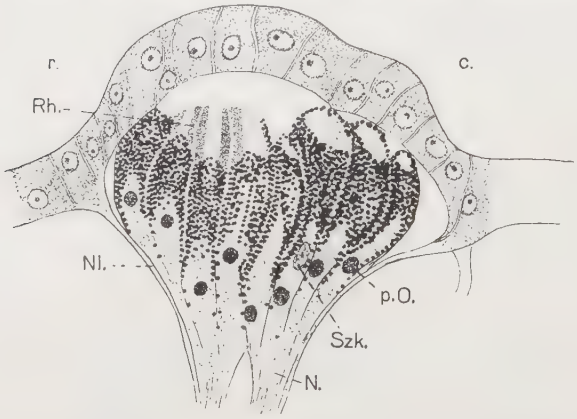


Abb. 39. *Goniocotes gigas* TASCHENBG. Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert. Die Linse ist nicht gezeichnet.

Abb. 40. *Goniocotes gigas* TASCHENBG. Tangentialschnitt durch den Kopf. Kernregion getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Sehzellen schließen sich, wie aus Abb. 39 ersichtlich ist, zu 2 Gruppen zusammen, die aus je 8 Retinazellen bestehen. Sie sind deutlich in 2 Zonen geteilt, die sich aus der Pigmentverteilung ergeben. Die distale, pigmentfreie Zone enthält die Rhabdome, die sich bis über die halbe Zellänge erstrecken können. Die Rhabdomere sind nur schmal und schließen einen Spaltraum ein. Das Plasma zwischen den einzelnen Rhabdomeren, das ungefähr die halbe Breite der Sehzelle einnimmt, ist dünn und fein strukturiert. Die proximale Region ist stark mit Pigment erfüllt, das sich besonders an den Wänden zusammenballt. Die Kerne liegen an der Basis der Retinazellen, wo sich das Pigment auf die Wände zurückgezogen hat. Sie enthalten einen Nukleolus und feine Chromatinbröckchen, die an Lininfasern aufgehängt sind. In der Höhe der Zellkerne kann man

die punktförmigen Organicula finden, wie uns der Querschnitt durch das Auge in Abb. 40 erkennen läßt. Am proximalen Ende gehen die Sehzellen in die Nervenfasern über. Diese vereinigen sich in jeder Sehzellgruppe zu je einem Nervenstrang, so daß also der Nervus opticus in 2 Strängen zum Gehirn zieht.

### *Goniocotes hologaster* (Nitzsch).
(Abb. 41.)

Bei dieser Art ist ebenfalls eine plankonvexe Linse ausgebildet, aber die plane Fläche liegt nach außen gerichtet, während die Innenseite stark konvex verläuft. Das Haar liegt hier nicht im Zentrum der Linse, sondern hat sich kaudalwärts zum Rande der Linse hin verschoben. Eine Merkwürdigkeit finden wir in der gegenseitigen Stellung vom dioptrischen Apparat zu den lichtrezipierenden Elementen. Die Längsachse der Retinazellen steht beinahe senkrecht zu der Achse der Linse. Im allgemeinen verlaufen diese beiden Achsen parallel zueinander.

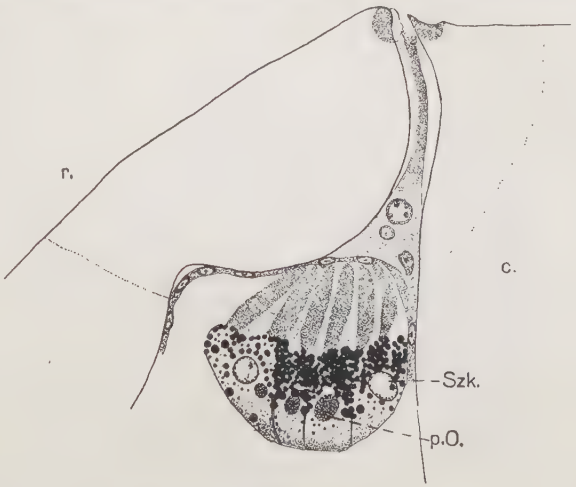


Abb. 41. *Goniocotes hologaster* N. Kopf horizontal geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die basophile Schicht, die der eigenartigen Lage des Haares wegen nur dem vorderen Teil der Linse direkt anliegt, besteht aus abgeplatteten Zellen mit ebenfalls abgeplatteten Kernen, die einen mittelständigen Nukleolus und feine, wandständige Chromatinkörnchen besitzen. Das Plasma ist grobkörnig und stark färbbar. Die Corneagenzellen sind von den Hypodermiszellen nicht zu unterscheiden, nur daß letztere noch platter sind als die ersteren.

Die 14 Sehzellen sind in diesem Falle spindelförmig ausgebildet, sie verjüngen sich sowohl an dem der Linse zugekehrten Ende als auch, wie üblich, an der Basis. Daß die Retinazellen sich am distalen

Ende verjüngen, hängt vermutlich mit der eigenartigen Lagebeziehung von Linse und Retina zusammen; denn dadurch streben die lichtrezipierenden Elemente dem Linsenmittelpunkt, der Stelle stärksten Lichtes, zu. Die Rhabdomere, die ungefähr halb so lang wie die ganze Zelle sind, haben gegenüber der vorigen Species an Mächtigkeit etwas zugenommen, so daß der Plasmastreifen zwischen ihnen verschmälert ist. Unterhalb der Rhabdomzone beginnt die pigmentierte Schicht. Das Pigment, das in verschiedenen Körnchengrößen vorhanden ist, nimmt nur eine schmale Zone ein. Auch ist es in den einzelnen Zellen nicht stark angehäuft. Die Kerne sind fast nicht mehr von Pigment umgeben. Sie sind kugelig und besitzen einen ziemlich wandständigen Nukleolus und feine Chromatinkörnchen. In derselben Höhe der Zelle kann man auch hier wieder die punktförmigen Organicula antreffen, die teils größer und teils kleiner sind.

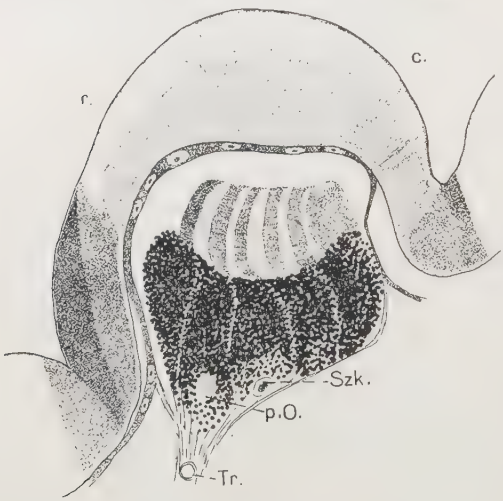


Abb. 42. *Lipeurus heterographus* N. Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

### *Lipeurus heterographus* (NITZSCH).

(Abb. 42—44.)

Diese Art hat eine bikonvexe Linse, bei der die innere Konvexität schwächer ist als die äußere. Diese Linse läßt die Einteilung in 3 Zonen gut erkennen. Auch kann man den Pigmentring, der das Auge umgibt, und die Vorwölbung des Chitins nach innen deutlich sehen. Überhaupt stellt sie den Typ dar, wie ich ihn bei der allgemeinen Besprechung der Mallophagenaugen geschildert habe. Dorsal, etwas seitlich der Medianlinie des Auges, liegt ein Sinneshaar eingelenkt.

An die innere Linsenfläche schließt sich die corneagene Schicht an, die wie die Hypodermis aus platten Zellen mit ellipsoiden Kernen besteht. Die Kerne zeichnen sich durch einen in der Mitte liegenden Nukleolus und feine, wandständige Chromatinkörnchen aus. Das Plasma ist grobkörniger als das der Retinazellen.

In den Sehzellen kann man einen Zusammenschluß in 2 Sehzellgruppen nicht erkennen. Wohl ist die Zweizonigkeit wieder deutlich ausgebildet. Die distale, pigmentfreie Zone ist in der Mitte des Auges mächtiger als an der Peripherie, während die Pigmentzone in der Mitte dünner ist. Die Zellkerne liegen in dem Pigment eingeschlossen, so daß man sie an unentpigmentierten Schnitten nicht sehen kann. Sie sind von ellipsoider Gestalt und zeigen einen mittelständigen Nukleolus. Außerdem enthalten sie größere und kleinere Chromatinbrocken, die längs der Lininfasern liegen. Proximal von den Kernen befinden sich die punktförmigen Organicula, die nicht mehr in der Pigmentzone liegen. Man sieht sie also auch an unentpigmentierten Schnitten. In letzterem Falle kann man sie leicht für die Kerne selbst halten. Sie sind von dem größeren Typus und durchweg mit einem hellen Hof umgeben.

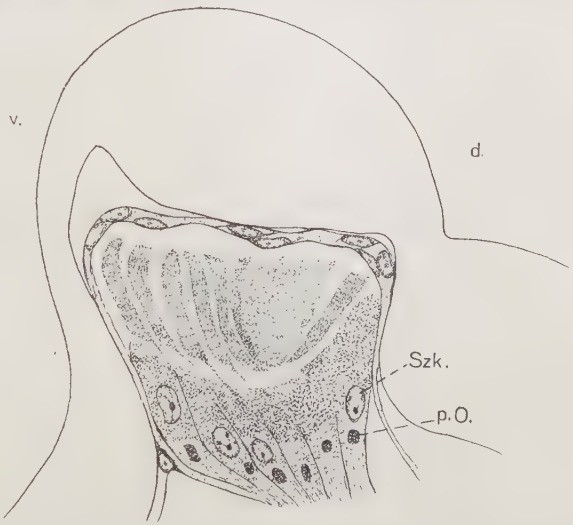


Abb. 43. *Lipeurus heterographus* N. Querschnitt durch den Kopf. Auge median getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert. Schnitt entpigmentiert.

In der distalen Zone sind die Rhabdome ausgebildet. Wir haben bei den Ischnoceren eine grundsätzlich andere Art von Rhabdomen als bei den Ambyceren. Bei den Ischnoceren sind die von 2 Sehzellen gebildeten Rhabdomere nicht zu einem resp. zu 2 Rhabdomen vereinigt, sondern sie bleiben selbständig. Wir haben es also mit vielen plattenförmigen Rhabdomen zu tun. Diese können nun mehr oder weniger geordnet sein. Sie können eine ähnliche rosettenförmige Anordnung zeigen wie die Rhabdomere der Amblycera, und bei oberflächlicher Betrachtung könnte man die vielen Rhabdome von *Eurytrichodectes paradoxus* z. B. (Abb. 46a) für ein einziges Rhabdom halten, das aus vielen Rhabdomeren besteht. Bei *Lipeurus heterographus* haben wir ziemlich breite, plattenförmige Rhabdome,

die z. T. etwas gewölbt sind (Abb. 44 a). Sie zeigen eine Tendenz, sich zum Zentrum hin zu richten. Ein Rhabdom liegt in der Mitte und die anderen 13 ordnen sich mehr oder weniger deutlich zu diesem hin. Sie lassen gut eine Stiftchensaumstruktur erkennen. Der plasmatische Anteil der Retinazellen ist ziemlich zusammengedrückt. Proximal werden die Rhabdome schmäler, wie man an den Längsschnitten durch das Auge beobachten kann. Unterhalb der Rhabdome nehmen die Sehzellen wieder eine andere Anordnung an. Es rücken noch 2 Zellen von der Peripherie ab, so daß jetzt 3 Zellen im Innern liegen, und die anderen 11 Zellen sind um sie herum angeordnet, wie Abb. 44 b zeigt.

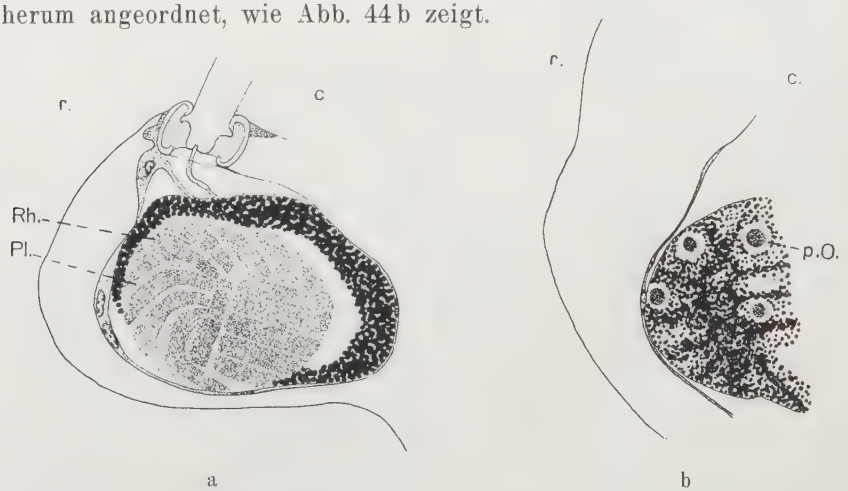


Abb. 44. *Lipeurus heterographus* N. Kopf tangential geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert. a Auge in der Rhabdomzone getroffen. b Auge in der Höhe der punktförmigen Organicula getroffen.

### *Eurytrichodectes paradoxus* STOBBE.

(Abb. 45, 46.)

Diese Species hat eine irreguläre, kegelförmige Linse, deren Achse rostralwärts geneigt ist. Auch der innere Bau dieser Linse zeigt eine Besonderheit (Abb. 45). Hier ist zwischen die innerste und die mittlere Zone noch eine Schicht eingelagert, die den Eindruck einer zähflüssigen Substanz macht, jedenfalls nicht chitinisiert ist. Im ersten Augenblick könnte man auf den Gedanken kommen, daß man es vielleicht mit einem Tier zu tun hat, das kurz vor der Häutung gestanden hat. Das kann aber nicht der Fall sein, weil wir dann auch diese eingeschobene Schicht in der Körpercuticula

finden müßten, was aber nicht so ist. Außerdem kann man diese Besonderheit bei allen Exemplaren sehen, so daß dieser Einwand also hinfällig ist. Vermutlich bewirkt diese Schicht eine erhöhte Brechkraft der Linse.

Die Corneagenschicht besteht aus abgeplatteten Zellen mit ellipsoiden Kernen, die mittelständige Nukleoli aufweisen. Das Plasma ist grobkörnig und stark färbbar. Die sich proximal anschließenden Sehzellen sind spindelförmig; diese Gestalt ist durch die eigenartige Form der Linse bedingt. Die Zweizonigkeit ist nicht direkt durchgeführt, vielmehr umschließt das Pigment die unpigmentierte Zone becherförmig. Das Plasma zwischen den Rhabdomen ist pigmentlos. Die Rhabdome sind sehr breit, und zwar haben sie im Querschnitt eine keilförmige Gestalt. Die Spitze des Keiles liegt im Zentrum. Die 14 Rhabdome sind also rosettenförmig angeordnet. Der plasmatische Anteil der Sehzellen im Bereich der Rhabdome ist auf einen minimalen Streifen reduziert, den man bei flüchtiger Betrachtung für den Spaltraum halten könnte. Man kann aber erkennen, daß dieser helle Streifen in den peripheren pigmentierten Teil der Sehzelle übergeht. Denn die Rhabdome, bei denen kein Spaltraum vorhanden ist, sind nicht an der ganzen Breitfläche der Retinazellen ausgebildet, sondern nur im zentralen Teil, d. h. so liegen die Verhältnisse in der Mitte der Rhabdome. Direkt unter der Corneagenschicht nehmen sie die ganze Fläche ein. Zur Basis hin verjüngen sie sich, und der pigmentierte Anteil wird immer größer. Durch diese Verhältnisse ist es bedingt, daß die Pigmentschicht im Längsschnitt becherförmig aussieht. Das Pigment ist, wie man an Quer-

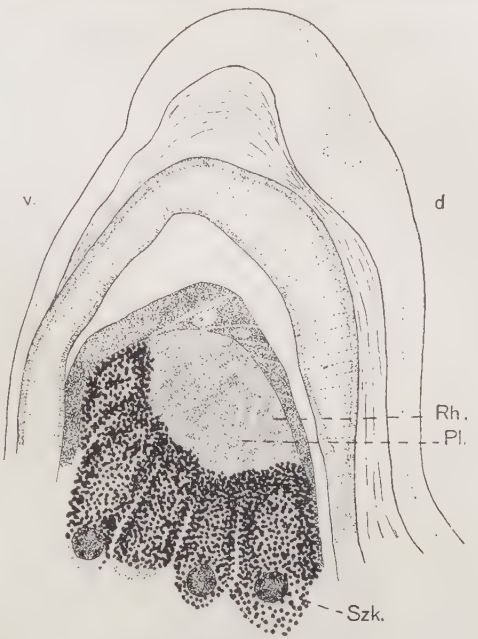


Abb. 45. *Eurytrichodectes paradoxus* Stobbe. Querschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

schnitten durch das Auge erkennen kann, wandständig angeordnet. Es reicht basal noch unter die Kernregion herunter. Die Kerne

Abb. 46. *Eurytrichodectes paradoxus* STOBBE. Kopf längs geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert. a Rhabdomzone distal getroffen. b Rhabdomzone proximal getroffen. c Sehzellen in der Kernregion getroffen. Schnitt entpigmentiert.

sind kugelig und besitzen größere und kleinere, wandständige Chromatinbröckchen.

Unterhalb der Rhabdome findet auch bei dieser Species eine Umordnung der Sehzellen statt. Einige rücken ganz in die Mitte,

und die übrigen ordnen sich beliebig um diese herum an. Abb. 46 b zeigt ein Übergangsstadium. Eine Zelle ist schon zur Mitte gewandert. Die Zellen erreichen also nicht wie in der Rhabdomenzone das Zentrum. Basal gehen die Sehzellen in die Nervenfasern über, die sich zu dem Nervus opticus zusammenschließen, der in zwei Strängen zum Gehirn zieht.

### *Columbicola columbae* (Linné).

(Abb. 47, 48.)

Dieser Taubenfederling besitzt die absolut kleinsten Augen aller von mir näher untersuchten Mallophagen. Sie sind 22 $\mu$ im Durchmesser. Infolge dieser Kleinheit des ganzen Organs sind die einzelnen Zellen natürlich auch sehr klein. Die Linse ist konkav-konvex. Sie ist sehr dünn, dünner als die sie umgebende Körperculicula.

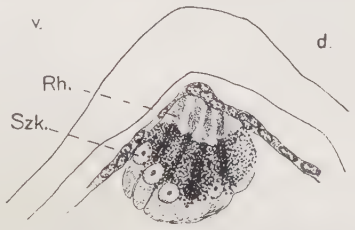


Abb. 47. *Columbicola columbae* (L.). Querschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die sich an die Linse anschließende Linsenbildungsschicht besteht aus kleinen Zellen, die fast ganz von dem ellipsoiden Kern ausgefüllt werden. Dieser weist viele randständige Chromatinkörnchen auf. Das Plasma ist grobkörnig und stark basophil.

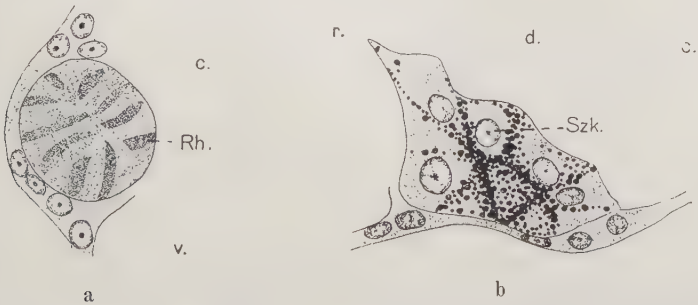


Abb. 48. *Columbicola columbae* (L.). a Tangentialschnitt durch den Kopf. Rhabdomzone getroffen. b Auge in Höhe der Kerne getroffen. Vergr. 2300fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Retinazellen zeigen deutlich eine Zweizonigkeit. In dem distalen, pigmentlosen Teil sind die Rhabdome ausgebildet. Sie sind nur schmal und sind zum Zentrum des Auges gerichtet, das sie aber nicht immer erreichen (Abb. 48 a). Der plasmatische Teil zwischen

den Rhabdomen ist breiter als die Rhabdome und ist äußerst feinkörnig. Die Rhabdomzone nimmt ein Drittel der Zelle ein. Das zweite Drittel ist pigmentiert, und zwar ist das Pigment, das in kleinsten und mittleren Körnchen ausgebildet ist, hauptsächlich an den Wänden angeordnet; es ist aber auch im Zellumen vorhanden. Das letzte Drittel der Sehzelle — man kann also in diesem Fall von einer Dreizonigkeit sprechen — ist wieder unpigmentiert. An der Übergangsstelle von der zweiten zur dritten Zone liegen die Kerne, die von kugeliger Gestalt sind. Von dem in der Mitte liegenden großen Chromatinbrocken ziehen sich Lininfasern zur Peripherie hin, an denen kleine Chromatinkörnchen liegen. In der Kernregion (Abb. 48 b) zeigt das Auge im Querschnitt nicht mehr die kreisförmige Gestalt, sondern ist langgestreckt, und zwar liegt die Längsachse parallel zur Körperlängsachse.

### *Esthiopterum anseris* (Linné).
(Abb. 49–51.)

Diese Art zeichnet sich, wie ich schon früher erwähnt habe, dadurch aus, daß sie auf verschiedenen Wirten auch verschiedene Augen hat. Die Exemplare von der Hühnergans *Cereopsis novaehollandiae* haben pigmentierte Augen, während die Tiere von der Hausgans pigmentfreie Augen aufweisen. Ob diese Erscheinung mit der verschiedenen Färbung der Wirtstiere in Zusammenhang zu bringen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Sonst stimmen die Augen in ihrem Bau überein, nur daß vielleicht die konkav-konvexe Linse der von der Hühnergans gesammelten Tiere etwas stärker gewölbt ist. Jedenfalls ist diese Tatsache der Differenz der Augen bei derselben Species sehr interessant. Sie zeigt, daß die Mallophagen eine Ordnung sind, deren Umbildung und Anpassung an den Parasitismus noch nicht abgeschlossen ist. Vielleicht haben wir auch bei *Esthiopterum anseris* einen Fall vor uns, bei dem sich gerade eine neue Species herausbildet. Jedenfalls kann man wohl schon von zwei verschiedenen Rassen sprechen, die ich *Esthiopterum anseris domestici* und *Esthiopterum anseris novae-hollandiae* nennen möchte.

Die Linsenbildungsschicht besteht aus mehr oder weniger abgeplatteten Zellen, die ellipsoide Kerne enthalten. Diese sind von gleichgestalteten, großen Chromatinkörnern angefüllt. Das Plasma der Corneagenzellen ist hell und fein strukturiert.

Die Sehzellen weisen bei *Esthiopterum anseris domestici* eine Dreizonigkeit auf, während sie bei *E. a. novae-hollandiae* nur 2 Zonen

zeigen: die Rhabdomzone und die Kernzone, die beide ungefähr gleich lang sind. Das Plasma des basalen Teils der Retinazellen ist äußerst feinkörnig, das der Rhabdomzone ist wabig strukturiert. Bei *Esthiopterum a. domestici* schiebt sich zwischen diese beiden Regionen noch die Pigmentzone ein, die nur wenige Pigmentkörner im Verhältnis zu den anderen Species enthält.

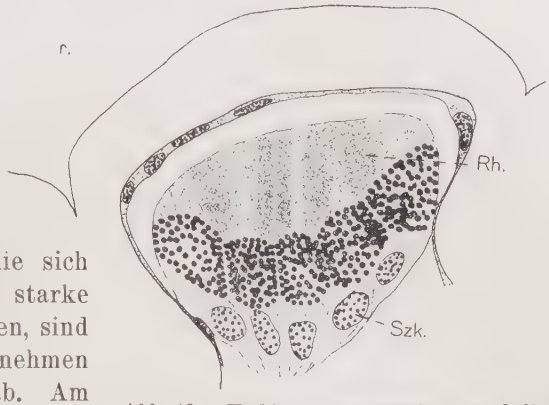


Abb. 49. *Esthiopterum anseris novae-hollandiae.* Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Rhabdome, die sich durch nicht besonders starke Färbbarkeit auszeichnen, sind plattenförmig. Sie nehmen proximal an Breite ab. Am Querschnitt Abb. 50 kann man ihre Anordnung sehen. Sie sind radial angeordnet. Hier kann man auch eine Stiftchensaumstruktur erkennen, und zwar ist der äußere Teil der einzelnen Rhabdome dunkler gefärbt als der innere, der dem Spaltraum entsprechende. Ein Spaltraum ist nicht zu erkennen. Eine Schaltzone ist nicht vorhanden.

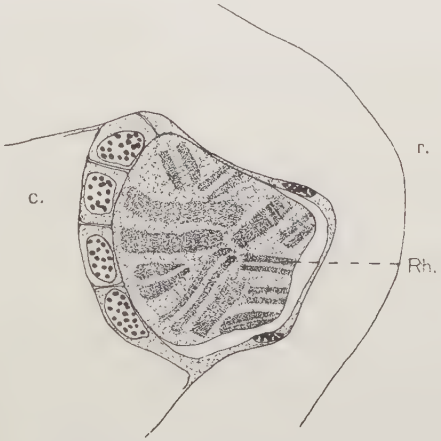


Abb. 50. *Esthiopterum anseris novae-hollandiae.* Kopf längs geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die an der Basis liegenden Kerne sind groß und von kugeliger Gestalt. Sie haben ebenfalls wie die Corneagenzellen große Chromatinkörner, nur daß bei den Sehzellen nicht ganz so viel an Zahl sind. Hierin prägt sich somit auch aus, daß die Sehzellen differenzierte Hypodermiszellen sind.

Ich möchte noch kurz ein anderes unpigmentiertes Auge erwähnen, das von *Degeeriella uncinosa* (Abb. 52). Die Linse zieht in gleicher Breite wie die Körpercuticula über das Auge hin; sie ist

konkav-konvex gewölbt. Die Hypodermis und die Corneagenschicht bestehen aus abgeplatteten Zellen mit ellipsoiden Kernen, die einen mittelständigen Nukleolus und randständige Chromatinkörnchen besitzen. Die Rhabdome, die ungefähr ein Drittel so lang sind wie die Sehzellen, sind plattenförmig und von gleichbleibender Breite. Sie sind etwas gebogen. Das Plasma zwischen ihnen ist äußerst feinkörnig, während das unter dieser Zone liegende Plasma nicht ganz so feinkörnig ist.

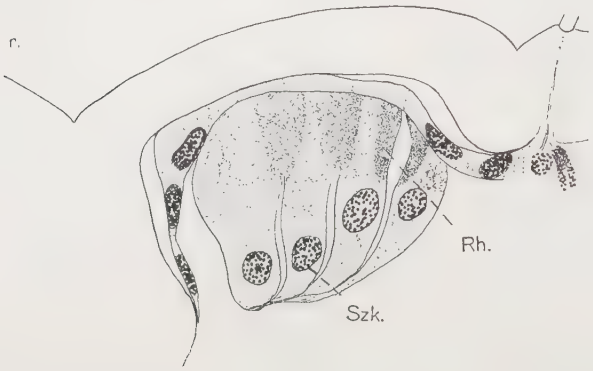


Abb. 51. *Esthiopterum anseris domestici.* Kopf quer geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Kerne liegen beinahe in der Mitte der Sehzellen. Sie sind ellipsoid. Sie enthalten einige größere und viele kleine Chromatinkörnchen, die teils wandständig sind und teils an dem Liningerüst hängen. Basal gehen auch diese Zellen in die Nervenfasern über, die den Nervus opticus bilden.

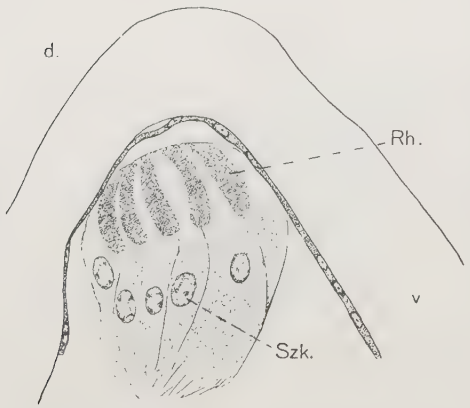


Abb. 52. *Degeeriella uncinosa* (N.). Kopf quer geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Vergleicht man nun rückblickend die Ischnocerenaugen mit denen der Amblyceren, so kann man wohl feststellen, daß die Sehorgane der Amblyceren die ursprünglicheren sind, aus denen sich auf einem oder mehreren Wegen die spezialisierteren Ischnocerenaugen entwickelt haben.

Ein Beweis dafür ist auch die Tatsache, daß bei letzteren aus dem Auge der Nervus opticus in den allermeisten Fällen in zwei Strängen heraustritt.

## Die Sehzentren der Mallophagen.

Nachdem man den histologischen Aufbau der einzelnen Augentypen kennengelernt hat, entsteht die Frage: Sind die Sehorgane der Mallophagen nun Punktaugen oder reduzierte Facettenaugen, oder haben wir völlig andersartige Bildungen vor uns? Diese Frage kann nicht ohne weiteres beantwortet werden, da man es nicht mit einem gewöhnlichen Augentyp zu tun hat.

Zur Entscheidung dieser Frage nimmt man am besten die Entwicklungsgeschichte zu Hilfe. Es war mir bis jetzt leider nicht möglich, diesen Weg zu gehen. Aber eine zweite sichere Beweisführung ist die der Innervierung. Denn nach Floegel, v. Rosen, Werringloer u. a. nehmen die Ocellarnerven ihren Ausgang median zwischen den Corpora pedunculata, den pilzhutförmigen Körpern, während die Facettenaugen von den Lobi optici innerviert werden. Das Stirnaugenzentrum hat also gegenüber dem Facettenaugenzentrum eine völlig andere Topographie. Ferner ist es durch seinen viel einfacheren Bau charakterisiert. Es weist niemals eine Differenzierung in 3 Fibrillärmassen auf. Das Ocellarganglion, das von den Facettenaugenzentren durch die rechts und links gelegenen Corpora pedunculata getrennt ist, ist klein gegenüber den Facettenaugenzentren. Es ist aus einer einzigen Fasermasse und umgebenden kleinen Ganglienzellen aufgebaut.

Bei der Facettenaugeninnervation haben wir folgenden Grundbauplan: Der Lobus opticus, der sich seitlich unterhalb der Corpora pedunculata dem Protocerebrallobus ansetzt und wie dieser ebenfalls ein Teil des Protocerebrums ist, besteht, wie überhaupt das ganze Gehirn, aus zentral angeordneten Fasermassen und peripher gelegenen Ganglienzellen. Er erfährt meist eine Gliederung in 3 Abschnitte, in die innere, in die mittlere und in die äußere Fibrillärmasse mit den dazugehörigen Ganglienzellen. Die äußere Fibrillärmasse, die oft eine konkav-konvexe Form zeigt, und die sich in die äußere und die innere Zone differenziert, schickt zu der mittleren Fasermasse Nervenfasern, die sich kreuzen. Die mittlere Fibrillärmasse ist die größte und besitzt oft dieselbe Gestalt wie die äußere. Durch das innere Chiasma steht sie mit der inneren Fasermasse in Verbindung; die letztere geht ohne nochmalige Kreuzung in den Protocerebrallobus über. Dieser Grundbauplan kann nun je nach der Ausbildung des Auges die verschiedensten Variationen durchmachen. Sind nur wenige Ommatidien vorhanden, so findet man auch nur kleine

Sehmassen, die sich dem Protocerebrallobus eng anschmiegen. Die Folge davon ist, daß die subretinale Nervenbündelschicht eine beträchtliche Länge erreicht. Entsprechend der geringen Ausdehnung des Auges besteht sie nur aus wenigen Nervensträngen und wird schließlich zu einem einzigen dünnen Strang, dem Nervus opticus.

Bei den Mallophagen legt die seitliche Lage der Augen am Kopf die Vermutung nahe, daß die Innervation nicht dem Prinzip der Innervierung der scheitelständigen Stirnocelle entspricht, deren Nerven ja in die median gelegene Pars intercerebralis eintreten. Um nun die Frage nach der Art der Innervierung zu untersuchen, prüfte ich zunächst Totalpräparate. Es gelang mir bei einigen Species, deren Cuticula weniger chitinisiert und pigmentiert ist, zunächst einmal festzustellen, daß überhaupt eine Verbindung zwischen Sehorgan und Gehirn vorhanden ist. Ferner sah ich, daß die vom Auge kommenden Nerven lateral unterhalb der Corpora pedunculata an den Protocerebrallobus herantreten, wie es beim Facettenauge der Fall ist. Zahlreiche Schnittserien durch die Gehirne der einzelnen Mallophagenarten bestätigten mir die Vermutung der Facettenaugeninnervation. Es wurden hauptsächlich Frontalschnitte durch die Gehirne gemacht, die die Sehmassen deutlich zeigen. In Abb. 53a sehen wir die rechte Hälfte eines Frontalschnittes durch das Gehirn von *Laemobothrion titan*, der Species, die wohl noch das ursprünglichste Sehorgan der Amblyceren, der Mallophagen überhaupt, hat. Die Corpora pedunculata sind gemäß der geringen psychischen Fähigkeiten nicht stark ausgebildet. Das Augenganglion ist vollständig in das Protocerebrum hineingerückt. Lateral vom Protocerebrallobus liegt der Lobus opticus, der sich aus 3 Fibrillärmassen zusammensetzt. Die äußere und mittlere Fasermasse liegen nicht wie gewöhnlich nebeneinander, sondern übereinander, und zwar liegt die äußere direkt dorsal von der mittleren. Auch weisen die beiden Ganglien nicht die typische konkav-konvexe Gestalt auf, sondern haben abgerundete Formen angenommen. Eine Differenzierung im

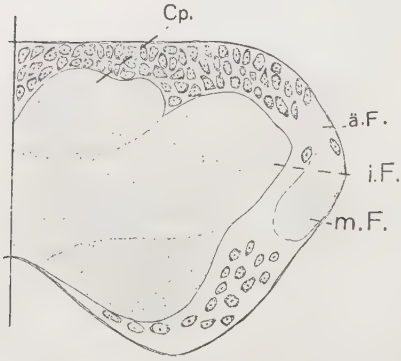


Abb. 53a. *Laemobothrion titan*. Frontalschnitt durch die rechte Hirnhälfte. Vergr. 270fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Innern der äußeren Fasermasse konnte ich ebensowenig wie bei den beiden anderen Fibrillärmassen erkennen. Das Chiasma zwischen dem ersten und zweiten optischen Ganglion ist deutlich sichtbar, während die sich kreuzenden Kommissuren zwischen der mittleren, übrigens größten, und der inneren Fasermasse wohl undeutlicher, aber doch vorhanden sind. Die innere Fibrillärmasse zeigt eine weitgehende Verschmelzung mit dem Protocerebrum. Bei den Ganglienzellen, die in nicht großer Anzahl vorhanden sind, kann man die Dreiteilung wie bei den Fasermassen nicht erkennen.

Die Verbindung der äußeren Fasermasse mit dem Sehorgan ist an aufeinanderfolgenden Schnitten zu erkennen. Aus jedem Ommatidium tritt gesondert ein Nervenstrang aus. Die beiden Stränge legen sich in einiger Entfernung vom Auge aneinander, verschmelzen aber nicht, wie man an Tangentialschnitten (Abb. 27 g) erkennen kann. Diese Verbindung des rezipierenden Sehorgans mit den optischen Zentren weist eine deutliche Ähnlichkeit zu der subretinalen Nervenbündelschicht des Facettenauges auf. Denn aus jedem Ommatidium tritt ein schmaler Nervenstrang, der mit einer Nervenscheide umgeben ist. Die beiden Nervenbündel schließen sich dann zu einem einzigen optischen Nerven zusammen, der vom Auge aus zunächst einen Bogen dorsal- und rostralwärts macht. Er zeigt infolge der Verkürzung des Lobus opticus eine beträchtliche Länge.

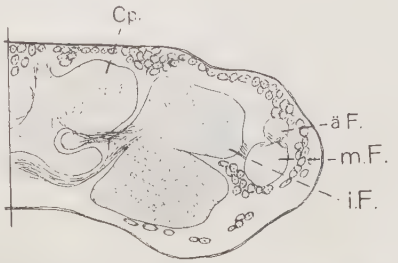


Abb. 53 b. *Lipeurus heterographus*. Frontalschnitt durch die rechte Hirnhälfte. Vergr. 650fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Im Protocerebrum der Ischnoceren findet man ähnliche Verhältnisse wie bei den Amblyceren. Abb. 53 b zeigt die rechte Hälfte eines Frontalschnittes durch das Gehirn von *Lipeurus heterographus*, einem Federling mit gut ausgebildeten, einlinsigen Augen. Der Lobus opticus liegt lateral neben dem Protocerebrallobus. Jedoch ist die Topographie etwas verändert. Der Lobus opticus ist in dieser Unterordnung ein wenig zur Ventralseite hin verschoben, was leicht mit der mehr ventralen Lage der Augen in Zusammenhang gebracht werden kann. Er zerfällt auch hier in 3 Fasermassen. Die Reduktion der 3 optischen Ganglien geht gegenüber den Amblyceren einen Schritt weiter, indem die Ganglien noch geringere Ausmaße annehmen. Die äußere Fibrillärmasse liegt dorsal von der mittleren,

die sich lateral von der inneren befindet, und die auch hier wieder das größte optische Ganglion darstellt. Das Chiasma zwischen der äußeren und der mittleren Fasermasse ist deutlich, das zwischen der mittleren und der inneren Fasermasse ist weniger gut zu erkennen. Die innere Fibrillärmasse ist nur als kleiner Vorsprung an dem Protocerebrallobus entwickelt.

Ein Sehnerv, der die Verbindung zwischen dem Auge und dem Sehzentrum herstellt, ist vorhanden. Und zwar treten 2 Nervenstränge aus dem Auge heraus, die sich bald zu einem zusammenschließen, um als Nervus opticus in die äußere Fibrillärmasse einzutreten. Man sieht also auch hier dieselben Verhältnisse wie bei den Amblyceren und wie bei den mit Facettenaugen ausgestatteten Insekten.

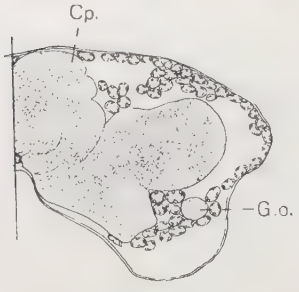


Abb. 53c. *Esthiopterum anseris.* Frontalschnitt durch die rechte Hirnhälfte. Vergr. 650fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Ich möchte noch kurz das Sehzentrum einer Species der Ischnoceren besprechen, die noch stärker reduzierte einlinsige Augen besitzt, nämlich von *Esthiopterum anseris.* Abb. 53c stellt die rechte Hälfte eines Frontalschnittes durch das Gehirn dar. Der Schnitt, der zentral durch den Lobus opticus geführt ist, zeigt einen einzigen Faserkomplex, der vielleicht aus den drei Fibrillärmassen entstanden ist. Auf peripheren Schnitten durch den Lobus opticus scheint noch eine undeutliche Dreiteilung, zumindestens Zweiteilung der Sehfasermassen vorhanden zu sein. Und zwar sind die äußere und die mittlere Faserschicht verschmolzen, während die innere in den Protocerebrallobus mit einbezogen ist. — Den Nervus opticus kann man mit Mühe beim Verfolgen von Schnittserien entdecken. Die wenigen Sehzellen gehen gleich beim Verlassen des Auges in einen einzigen Nerven über.

### Der morphologische Wert der Mallophagenaugen.

Aus den obigen Untersuchungen der Innervation geht wohl eindeutig hervor, daß die Amblycera reduzierte Facettenaugen haben, die nur aus 2 Ommatidien bestehen. Auch die Anzahl der einzelnen Retinaelemente einer Sehzellgruppe deutet darauf hin, daß die Mallophagenaugen von den Facettenaugen abzuleiten sind. Denn mehrfach findet man die 8-Zahl. Und zwar trafen wir

diese primitive Anzahl bei den Arten an, deren Augen wir auf Grund des Rhabdombaues als die ursprünglicheren, die am wenigsten spezialisierten, bezeichnet haben, so z. B. bei *Laemobothrion titan*. Öfter ist zwar die Anzahl der Retinazellen auf 7 und 6 reduziert. Diese Erscheinung trifft man ja aber auch sehr häufig bei den Ommatidien der gut entwickelten Facettenaugen. Wichtig ist jedenfalls, daß bei den Amblycerenaugen nie eine größere Anzahl von Sehzellen in einer Gruppe vorkommt.

In den einzelnen Ommatidien sind nun nicht alle Elemente gut ausgebildet, was die Beurteilung der Mallophagenaugen natürlich erschwert. Es ist in jeder Facette eine weitgehende Reduktion eingetreten. So findet man nirgends eine Spur von Kristallkegeln. Das ist aber keineswegs ein Beweis dafür, daß die Mallophagenaugen nicht vom Facettenauge abgeleitet werden dürfen. Denn das Fehlen der Kristallkegel ist bei reduzierten Facettenaugen öfter zu finden. So besitzen die Imaginalaugen der Dorylinen auch keine Kristallkegel mehr. Und doch sind im Puppenstadium einiger Species Kristallkegelbildungszellen mit den Semperschen Kernen noch eindeutig festzustellen. Sie haben ihre Funktion eingebüßt und gehen in der Bildung der Linse auf, aus deren Matrix sie sich beim typischen Facettenauge sondern. Im Auge der Imagines sind Reste der Semperschen Kerne noch in der basophilen Schicht zu finden. Sie fallen durch ihre rundlichere Gestalt unter den länglicheren Kernen auf. Je weiter der Rückbildungsprozeß vorschreitet, desto weniger sind natürlich auch Differenzierungen in der basophilen Schicht zu erkennen.

Bei den Amblycerenaugen kann man ähnliche Verhältnisse antreffen. Zwar war es mir noch nicht möglich, ontogenetische Untersuchungen zu machen, da ja die aus den Eiern schlüpfenden Mallophagen bereits fertig entwickelte Sehorgane haben, und die z. T. sehr kleinen Eier mir noch gewisse technische Schwierigkeiten boten. Aber auch bei den Imagines einiger Species ist eine deutliche Differenzierung in den Kernen der Linsenbildungsschicht zu erkennen. So liegen in dem hinteren Auge von *Eomenacanthus stramineus* (Abb. 31) in der basophilen Schicht 2 Zellen, die durch gröberes Plasma gekennzeichnet sind. Ihre Kerne sind kugelig gebaut im Gegensatz zu den sonst ellipsoiden Kernen dieser Schicht, die kleine, meist wandständige Chromatinkörnchen besitzen. Auch weisen diese beiden über dem Rhabdom liegenden Kerne eine andere Struktur auf. Sie zeigen 2 Zonen; die äußere ist hell, während die innere dunkel gefärbt ist. Die letztere stellt eine Anhäufung kleinster Chromatin-

körnchen dar. Auch bei anderen Arten kommen noch geringfügige Unterschiede in den Kernen der Linsenbildungszellen vor. Je weiter aber der Rückbildungprozeß in zentripetaler Richtung fortschreitet — denn erst nachdem die Linse und die Linsenbildungsschicht an Umfang und Bedeutung eingebüßt haben, verschwinden die Rhabdome und die Sehzellen —, desto undifferenzierter sind sowohl die Kerne der Corneagenzellen als auch die der Retinazellen gebaut. Bei der Ischnocere *Esthiopterum anseris* (Abb. 49—51) z. B. sind die Kerne in der Retina und in der Corneagenschicht völlig gleich ausgebildet.

Nun entsteht noch die Frage: Sind die Augen der Ischnocera und der Amblycera morphologisch gleichwertig? Die Kenntnis der Innervierung der Ischnocerenaugen verhilft uns zur Antwort. Wir haben es auch bei den Ischnoceren mit reduzierten Facettenaugen zu tun und nicht mit Punktaugen, wie allgemein in den zoologischen Lehrbüchern zu finden ist. Und ich möchte diese aus 2 Ommatidien eines Facettenauges hervorgegangenen, einlinsigen Augen als Pseudoocellen bezeichnen in Übereinstimmung mit A. Werringloer, die die aus Facettenaugen hervorgegangenen, einlinsigen Augen der Dorylinen ebenfalls Pseudoocellen genannt hat. Sie sind nicht mit den Stirnaugen der Insekten homolog. Die Ischnocera besitzen also Pseudoocellen.

Daß die Pseudoocellen der Ischnoceren aus den Augen der Amblyceren hervorgegangen sind, sieht man zunächst an der Zahl der Sehzellen. Es sind 16—10 Retinazellen vorhanden, bei denen man in einigen Fällen sogar noch die Anordnung in 2 Gruppen erkennen kann. Ferner weist die mehr oder weniger in der Mitte liegende Sinnesborste (Abb. 38, 41) auf der Ischnocerenlinse darauf hin, daß diese durch Verschmelzung der beiden Amblycerenlinsen entstanden ist. Schließlich beweisen auch die beiden Sehnerven die Herkunft der Ischnocerenaugen.

Wir haben also bei den Mallophagenaugen außer der zentripetal verlaufenden Reduktion noch einen Umbildungsprozeß, der darin besteht, daß aus einem Facettenauge ein einlinsiges Auge hervorgegangen ist, welches dann bei den verschiedenen Arten auch wieder verkleinert und vereinfacht wird.

### Korrelation zwischen Seh- und Tastorgan.

Ich möchte noch kurz auf eine Einrichtung bei den Mallophagen eingehen, die in enger Beziehung zu den Augen steht: das sind die auf oder ganz dicht bei den Linsen befindlichen Sinnesborsten, resp.

Sinneshaare. Daß teils Chitinhaare, teils -borsten vorhanden sind, ist nicht verwunderlich, da ja die ersteren in diese dadurch übergehen, daß das mehr oder weniger ausgedehnte Lumen schließlich ganz verschwindet. Bei der Sinnesborste, die eine sekundäre Erscheinung sein dürfte, ist die Biegungsfestigkeit gesteigert. Sie stellt einen starren Hebel dar, der nur an der Stelle, an der er dem Panzer gelenkig aufsitzt, drehbar ist. Es wird also der durch die geringste Berührung ausgelöste Reiz direkt an der Ansatzstelle erzeugt und kann somit gleich durch die Sinneszellen weitergeleitet werden. Beim Chitinhaar dagegen können Anstöße mit einer Durchbiegung beantwortet werden, durch die nicht unbedingt die Sinneszellen erregt werden müssen. Bei den Mallophagen, die sich ja im Feder- und Haarkleid der Wirtstiere bewegen, dürfte das von einiger Bedeutung sein, da hier die Gefahr des Anstoßens sehr groß ist, und der Tastsinn also gut ausgebildet sein muß. Wir finden daher auch den Mallophagenkörper stark mit Sinneshaaren und -borsten besetzt. Aber ich will nicht von diesen im allgemeinen sprechen, sondern nur von denen, die mit den Augen in engster Beziehung stehen. Man findet sie sowohl bei den Amblycera als auch bei den Ischnocera. Bei ersteren stehen sie oft zwischen den beiden Linsen, während sie bei letzteren teils am Rande der Linse und teils mitten darauf sitzen, wie bei *Goniocotes gigas* (Abb. 38). Sie können die verschiedensten Größen erreichen. Die Sinnesborsten sind kurz und gedrungen. Die Sinneshaare sind durchweg länger und schlanker. Ja sie können sogar sehr lang sein. Bei *Lipeurus heterographus* ist das Sinneshaar der Linse ungefähr so lang wie $^1/_3$ der Gesamtkörperlänge. Es kann so einen sehr guten Schutz für das Auge bieten.

Die Beziehungen der Sehorgane zu den auf ihnen sitzenden Tastorganen erkennt man an den Arten, bei denen man einen sexuellen Unterschied im Bau der einzelnen Sinneshaare beobachtet. Diese Differenz kann bei den Ischnoceren öfter bemerkt werden. Es ist interessant, daß man sie gerade in dieser Unterordnung antrifft, bei der auch eine geschlechtliche Differenzierung in den Sehorganen vorhanden ist. Bei den Tieren, bei denen man einen sexuellen Unterschied im Bau der Tastorgane beobachtet, läßt sich eine geschlechtliche Differenzierung im Bau der Augen nicht oder fast nicht konstatieren und umgekehrt. Und zwar haben stets die Männchen die besser ausgebildeten Organe, sowohl Seh- als auch Tastorgane. Die Differenz kann in ganz verschiedenen Graden ausgebildet sein. Bei dem Hundehaarling *Trichodectes canis* (De Geer)

z. B. ist der Unterschied nur gering. Bei *Columbicola columbae* ist die Borste des Weibchens ungefähr um ein Drittel kleiner als die beim Männchen. Bei *Lipeurus caponis* (LINNÉ) ist sie halb so lang, und bei *Goniocotes bidentatus* (Abb. 17 a, b), wo wir eine ganz geringe Differenz in den Augen finden, ist das Sinneshaar des Männchens um ein Vielfaches länger als das des Weibchens.

Wir finden bei den Sinneshaaren die verschiedensten Einlenkungsvorrichtungen. In Abb. 54 u. 55 sind 2 Typen wiedergegeben. Beiden gemeinsam ist, daß sie von sehr weichem Chitin umgeben sind. Dies zeigt sich darin, daß diese Stellen Farbstoffen besonders zugänglich sind. Abb. 54 stellt das Haargelenk von

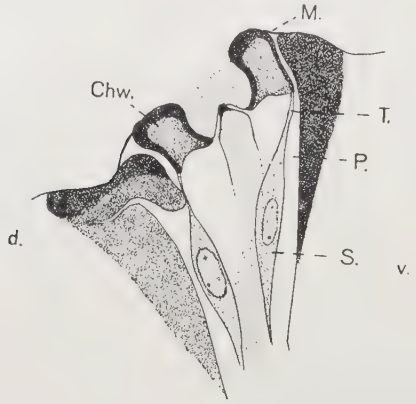


Abb. 54. *Goniocotes gigas* TASCHENBG. Schnitt durch die Einlenkung des im Zentrum der Linse liegenden Haares (aus Abb. 38). Vergr. 2300 fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

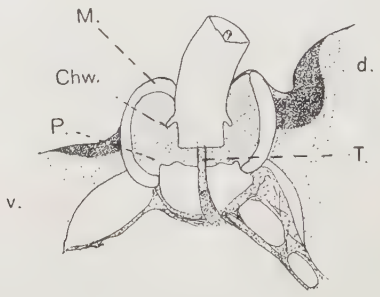


Abb. 55. *Lipeurus heterographus* N. Schnitt durch die Ansatzstelle des der Linse seitlich aufsitzenden Haares (aus Abb. 44 a). Vergr. 2300 fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

*Goniocotes gigas* dar, das mitten auf der Linse liegt. Die Basis des Haares geht in einen Chitinwulst über. Er ist von der eigentlichen Linse durch einen Porenkanal getrennt. Dieser wird von einer dünnen Membran überdeckt. In den Porenkanal ragen Matrixzellen der Cuticula und auch Sinneszellen hinein. Die letzteren sitzen der Basis des Haares an verschiedenen Stellen an. Das proximale Ende der Sinneszelle ist zum Terminalstrang differenziert, der auch verschiedene Gestalt haben kann. Bei der median sitzenden Zelle stellt er eine kleine Spitze dar, während er sich bei den am Chitinwulst ansetzenden Zellen als ein schmaler Strang zeigt. Die Kerne der Sinneszellen sind ellipsoid. Sie enthalten einige wenige größere und viele kleine wandständige Chromatinbröckchen.

Das Sinneshaar von *Lipeurus heterographus* (Abb. 55), das der Linse seitlich ansitzt, endet anders als das vorige. Der Chitinwulst ist hier nur ganz wenig angedeutet. Die Membran ist von ziemlicher Dicke. Sie umgibt den tonnenförmigen Porenkanal in seiner ganzen Länge und schließt ihn so gegen das Linsenchitin ab. Median setzen die Sinneszellen mit einem Terminalstrang an, der etwas in das Haar hineinragt.

## Zur Physiologie der Mallophagenaugen.

Nachdem man nun den Bau der Sehorgane und der Sehzentren der Mallophagen kennengelernt hat, kann man an die Frage der Leistungsfähigkeit dieser Augen herangehen. Da wir in dem morphologischen Bau keine Einheitlichkeit in den beiden Unterordnungen gefunden haben, können wir sie auch nicht in der Funktion so ohne weiteres erwarten. Zunächst wollen wir daher die beiden Unterordnungen streng auseinanderhalten. Die Amblycera, die die flinksten Mallophagen sind, besitzen ja aus 2 Ommatidien bestehende, reduzierte Facettenaugen, denen freilich die Kristallkegel fehlen. Sie haben den Ischnoceren gegenüber den Vorteil eines größeren Gesamtgesichtsfeldes. Nun ist aber in jedem Ommatidium nur je ein Rhabdom vorhanden, das freilich aus mehreren Rhabdomeren zusammengesetzt ist. Die Einheitlichkeit des Rhabdoms und die geringe Zahl der Sehzellen bewirken, daß hier kein gegliedertes Bild rezipiert werden kann, auch wenn die Linse so gebaut ist, daß sie gut ein Bild erzeugen könnte. Ein Richtungssehen ist aber deutlich ausgeprägt, was man auch experimentell beweisen kann. Darauf werde ich später noch zurückkommen.

Die Ischnoceren haben dagegen nicht ein so großes Gesichtsfeld, schon weil sie jederseits nur einen Pseudoocellus ausgebildet haben. Bei ihnen sind aber bedeutend mehr, wenn auch kleinere, Rhabdome vorhanden, von denen jedes eine gesonderte Erregung aufnehmen und weiterleiten kann. So kommt also hier eine bessere Differenzierung in den Erregungen zustande, die je nach dem Bau der Linse mehr oder weniger distinkt ist. Ein deutliches Bildsehen können wir natürlich hier bei diesen Dunkelaugen — die Rhabdome sind ja nicht mit Pigment umgeben — nicht erwarten, da die Anzahl der Sehzellen zu klein ist.

Allgemein können wir also sagen, daß die Sehorgane aller Mallophagen sicher für Richtungs- und Bewegungssehen ausgerüstet sind,

und zwar können die Ischnocera als die spezialisierteste Unterordnung die differenzierteren Erregungen aufnehmen.

Das Hell-, Dunkel- und das Richtungssehen kann man an lebenden Tieren gut beobachten. Sammelt man ein totes Wirtstier nach Parasiten in der Nähe einer Lichtquelle ab, so sieht man, wie die Mallophagen von der Helligkeit wegkriechen. Auf diese Beobachtung hin untersuchte ich nun, ob dies eine Zufallserscheinung war, oder ob die Mallophagen eine ausgeprägte Lichtempfindlichkeit zeigen. Die Versuchstiere wurden in eine Petrischale gesetzt, die mit schwarzem Papier ausgelegt war. Die eine Hälfte des Deckels wurde dann schwarz abgedeckt, so daß ein dunkler Raum entstand. Auf die Petrischale wurde eine zweite mit Wasser gefüllte gestellt, damit die Wärmestrahlen der im Abstand von 20 cm angebrachten 60-Wattlampe nicht in die Versuchsschale gelangen konnten. Denn dann hätte eine eventuelle Reaktion entweder auf Wärme- oder auf Lichtstrahlen beruhen können. Die Versuche wurden sowohl mit verschiedensten Amblyceren- als auch mit Ischnocerenspecies angestellt; und sie ergaben alle die gleichen Ergebnisse, nur daß die Reaktionszeit der Amblyceren kleiner ist, was auch mit ihrer größeren Beweglichkeit parallel geht. Die frisch vom Wirt genommenen Mallophagen zeigen deutlich ein negativ phototaktisches Verhalten. Sie fliehen das Licht, was bei ihrer parasitären Lebensweise zu verstehen und zu erwarten ist. Die folgende Tabelle zeigt einige Zahlen aus diesen Versuchsreihen, die in mannigfacher Weise variiert worden sind.

| Species | Dunkel | Hell | Im Dunkeln % |
|---|---|---|---|
| *Eomenacanthus stramineus* | 60 | 3 | 95 |
| *Myrsidea isostoma* | 68 | 42 | 62 |
| *Myrsidea subaequalis* | 168 | 58 | 75 |
| *Columbicola columbae* | 65 | 43 | 61 |
| *Degeeriella merulensis* | 475 | 113 | 81 |
| *Goniocotes bidentatus* | 42 | 26 | 62 |
| *Lipeurus caponis* | 126 | 3 | 98 |

Wie schon gesagt, unterscheiden sich die Amblyceren und die Ischnoceren durch ihre Reaktionsgeschwindigkeit. Wie man an folgender Übersicht erkennen kann, dauert es relativ lange, ehe sich die Ischnoceren in das Dunkle begeben. So befanden sich von *Degeeriella merulensis*:

| Nach | Im Dunkeln | Im Hellen |
|---|---|---|
| 20 Minuten | 133 | 63 |
| 30 Minuten | 150 | 46 |
| einigen Stunden | 193 | 4 |

Bei der Amblycere *Eomenacanthus stramineus* dagegen waren von 37 Exemplaren nach 3 Minuten alle bis auf 3 im Dunkeln, und nach wieder 1 Minute ging auch die vorletzte aus dem Hellen weg.

Diese Versuche zeigen eindeutig, daß die Mallophagen negativ phototaktisch sind, und somit bin ich zu entgegengesetzten Ergebnissen gekommen wie B. A. Barber, der angibt, daß Mallophagen keine Reaktion auf Lichtreize zeigen.

## Beobachtungen an Liposcelidenaugen.

(Abb. 7, 56, 57.)

Die Liposceliden sind eine Familie der Copeognatha, zu denen viele Schädlinge in Büchern, Herbarien und Insektensammlungen gehören. In der Ordnung der Flechtlinge haben wir, ähnlich wie bei den Ameisen, die interessante Erscheinung, daß alle Übergänge von gut ausgebildeten Facettenaugen der geflügelten Individuen bis zu reduzierten Augen flügelloser Tiere vorhanden sind. Die Familie der Liposceliden, die auch wegen der mehr oder weniger starken Verschmelzung von Meso- und Metanotum gewisse Beziehungen zu den Mallophagen zeigen, enthält nun diejenigen Vertreter der Copeognathen, die die am meisten zurückgebildeten Sehorgane aufweisen, und zwar besitzen die Imagines der Gattung *Liposcelis* Motsch zwei größere Prosommatidien und 5—6 Ommatidien (Abb. 7), während bei den Larven nur die beiden Prosommatidien ausgebildet sind. In der Gattung *Tropusia* Hag. ist dagegen auch bei den erwachsenen Tieren das Auge nur aus 2 Prosommatidien zusammengesetzt. Diese Erscheinung der regressiven Entwicklung der Facettenaugen und die Tatsache, daß die charakteristischen Zungendrüsen der Mallophagen nur in dieser Ordnung wiederzufinden sind und so auf ein gewisses verwandtschaftliches Verhältnis hinweisen, veranlaßte mich, da noch keine histologischen Untersuchungen der Sehorgane der Copeognathen vorliegen, die Organe in Schnittpräparaten anzusehen. Da ich leider kein frisches Material, sondern nur Museumsmaterial zur Verfügung hatte, so konnte ich bis jetzt noch keine genauen Beobachtungen machen. Aber das eine kann man deutlich erkennen,

daß hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Mallophagenaugen vorliegen. An Längsschnitten durch die Ommatidien von *Liposcelis divinatorius* Müll. (Abb. 56) sieht man, daß unter der Linse die Linsenbildungsschicht liegt, die nur äußerst schmal ist. An diese schließen sich die Sehzellen an, die deutlich 2 Zonen aufweisen. Die distale, die Rhabdomzone, ist pigmentlos. Die proximale zeigt dagegen reichlich Pigment. An Querschnitten durch das Ommatidium (Abb. 57) erkennt man, daß es sich aus 8 Retinazellen zusammensetzt. Ein Unterschied im Bau der Prosommatidien und der Ommatidien scheint nicht vorhanden zu sein. Nur sind bei ersteren die einzelnen Elemente größer, wodurch das ganze Organ eine größere Form erhält. Wichtig ist: daß auch bei diesen Sehorganen, die deutlich reduzierte Facettenaugen sind, die Kristallkegel wie bei den Mallophagen fehlen.

Abb. 56. *Liposcelis divinatorius* Müll. Kopf horizontal geschnitten. Schnitt z. T. entpigmentiert. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

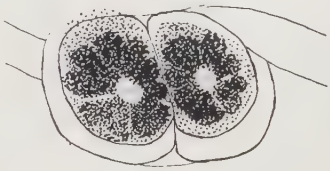

Abb. 57. *Liposcelis divinatorius* Müll. Kopf längs geschnitten. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Die regressive Entwicklung der Facettenaugen der Copeognathen zeigt uns vielleicht einen Weg, wie die reduzierten Facettenaugen der Amblycera und über sie hinaus die Pseudoocellen der Ischnocera entstanden sind.

## Der Bau der Sehorgane der Anopluren.

Die Anopluren haben unicorneale Augen, die von den Autoren im allgemeinen als unicorneale Facettenaugen erkannt worden sind. Nähere histologische Untersuchungen liegen auch hier noch nicht vor.

Die Augen der Läuse zeigen, an Totalpräparaten betrachtet, große Ähnlichkeit mit denen der Mallophagen. Das ist auch der Grund, weshalb ich die Zeichnungen der ganzen Augen von *Pediculus corporis* und *Haematopinus suis* (Abb. 23, 24) direkt an die Mallophagenzeichnungen angeschlossen habe. So sollte die Reihe: Liposceliden—Mallophagen—Anopluren deutlicher werden. Das soll

nun nicht heißen, daß sich aus den Liposcelidenaugen die der Mallophagen und aus diesen die der Anopluren entwickelt hätten. Es soll nur der Weg der regressiven Entwicklung anschaulich gemacht werden. Denn — um das Resultat der histologischen Untersuchungen an Läuseaugen vorweg zu nehmen — die Anopluren haben Pseudoocellen, die aber, wie wir sehen werden, denen der Ischnocera nicht gleichen, so daß es unwahrscheinlich ist, daß sich die Läuseaugen direkt aus den Sehorganen der Mallophagen, speziell aus denen der Ischnoceren, entwickelt haben.

### *Pediculus corporis* de Geer.

(Abb. 23, 58—61.)

Die Linse der Kleiderlaus stellt einen Teil der Körpercuticula dar und ist eine lokale Verdickung und Vorwölbung. Sie ist von bikonvexer Gestalt. Sie ist stark doppelbrechend und zwar ist das Vorzeichen der Doppelbrechung negativ in bezug auf die Streifung, die man auch an Schnittpräparaten deutlich erkennen kann. Die Linse zeigt eine Einteilung in 3 Zonen, die sich durch ihre verschiedene Färbbarkeit unterscheiden. Die äußere, sehr dünne Schicht wird von Farbstoffen nicht tingiert. Sie zeichnet sich durch starke Lichtbrechung aus. Die mittlere Schicht, die im Körperchitin überwiegend und pigmentiert ist, nimmt auch nur eine geringe Breite ein. Der größte Teil der Linse wird von der inneren, der der Linsenbildungsschicht anliegenden Zone eingenommen. Man kann in ihr 2 Teile unterscheiden: einen inneren, linsenförmigen Körper und eine ihn einhüllende Schicht. Der innere Kern zeichnet sich durch besondere Weichheit aus.

An die innere Linsenfläche legen sich die corneagenen oder Linsenbildungszellen an. Diese Schicht macht dadurch, daß die Zellen stark übereinander geschoben sind, den Eindruck von Mehrschichtigkeit im Gegensatz zu der Hypodermis, bei der die Einschichtigkeit klar zu sehen ist. Da auch bei den Anopluren die Linse bei der Häutung stets mit abgestoßen wird, sind die Corneagenzellen bei erwachsenen Tieren immer noch vorhanden. Diese stellen schmale, komprimierte Zellen dar, die nur in der Kernregion etwas breiter sind. Auch dadurch, daß die Kerne nicht alle in gleicher Höhe liegen, bekommt die Schicht das Aussehen von Mehrschichtigkeit. Die Kerne sind ellipsoid. Sie besitzen einen mittelständigen Nukleolus und kleine, wandständige Chromatinkörnchen. Das Plasma

dieser Zellen ist grobkörnig und stark basophil. An den Übergangsstellen zur Hypodermis ist eine Iris ausgebildet. Sie ist ebenfalls einschichtig und besteht aus sehr langen Zellen mit länglichen Kernen, die eine gleiche Chromatinverteilung wie die Corneagenzellen aufweisen. Pigment ist in den basophilen Zellen nie vorhanden.

Proximal schließt sich an die Linsenbildungszellen die Retina an, die aus einer großen Anzahl, schätzungsweise ungefähr 50, Sehzellen besteht. In ihr kann man bei den zentral gelegenen Sehzellen 2 Zonen erkennen. Die distale Zone, in der die Rhabdome

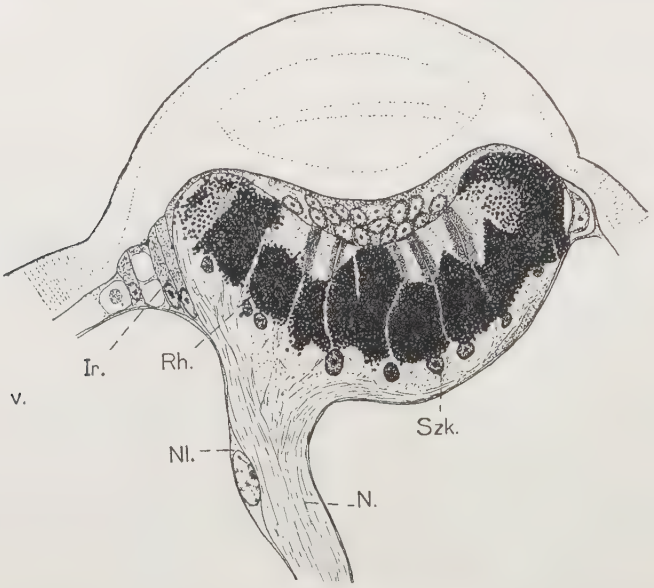


Abb. 58. *Pediculus corporis* De G. Querschnitt durch den Kopf. Vergr. 1350fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

ausgebildet sind, ist völlig pigmentlos. Die Pigmentzone, die das Pigment in starken Mengen enthält, zeigt distal eine zackige Grenze, und zwar ist die Mächtigkeit in der Mitte der einzelnen Zellen größer als an den Zellwänden. Es ist in dieser Zone über den ganzen Zellraum verteilt, ist also nicht wandständig. Proximal ist die Grenze der Pigmentzone leicht wellenförmig. Das hängt mit der Lage der Kerne zusammen, die nicht mehr von Pigment umgeben sind. Die peripher gelegenen Sehzellen sind auch an ihren distalen Enden mit Pigment angefüllt, so daß also das Pigment becherförmig um die Gesamtheit der Rhabdome angeordnet ist.

Die Rhabdome, die in ihrem Bau auffallend denen aus dem Auge von *Scolopendra morsitans* und denen aus dem Stirnauge von *Syromastes marginatus* gleichen — überhaupt ähnelt das ganze Pediculidenauge sehr den Stirnaugen dieser Wanzen —, nehmen ungefähr

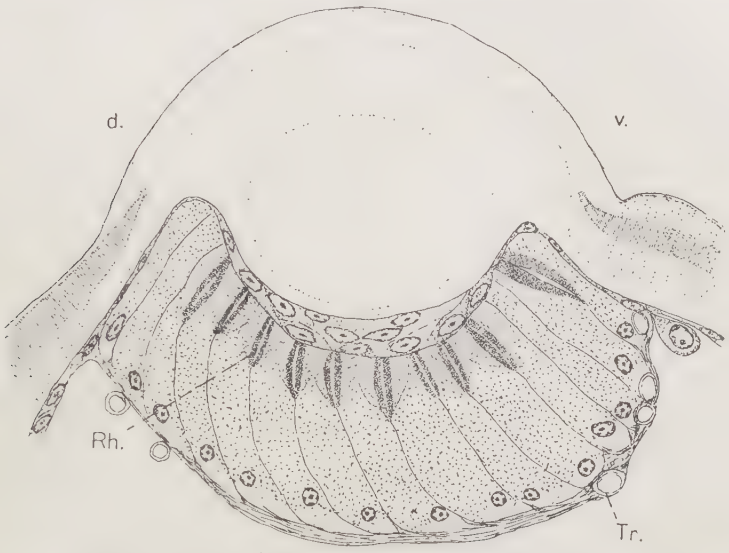


Abb. 59. *Pediculus corporis* De G. Querschnitt durch den Kopf. Schnitt entpigmentiert. Vergr. 1350fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

ein Drittel der Sehzellänge ein. Sie sind im distalen Ende längs der ganzen Zellwände ausgebildet, und zwar an jeder Berührungsfläche, so daß sie die Retinazellen röhrenförmig einhüllen und also im Querschnitt (Abb. 60) genau die Formen der einzelnen Zellen erkennen lassen. Die Rhabdome sind nur schmal. Sie erscheinen völlig homogen. Eine Stiftchensaumstruktur konnte ich nirgends entdecken. Ein Spaltraum ist deutlich sichtbar. Das Plasma ist in der Rhabdomzone äußerst feinkörnig. In der Pigmentzone ist das Plasma grobkörnig, während es ganz proximal wieder feinkörnig ist. Direkt unterhalb der Pigmentzone liegen die Kerne. Sie sind kugelig und besitzen einen in der Mitte liegenden Nukleolus und größere und kleinere Chromatinbröckchen, die meist peripher angeordnet sind.

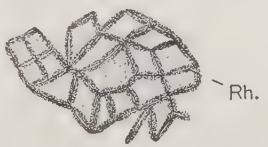


Abb. 60. *Pediculus corporis* De G. Tangentialschnitt durch den Kopf. Auge in der Höhe der Rhabdome getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^3/_4$ verkleinert.

Der basale Teil der Retinazelle geht in die Nervenfaser über. Die einzelnen Nervenfasern vereinigen sich zu einem Nervenstrang, der das Auge nicht zentral, sondern ventral von der Augenachse verläßt. Der Nervus opticus und die Retina sind von einer Membran umgeben, in der man auch vereinzelt Kerne erkennen kann, die sehr groß sind (Abb. 58). Proximal von den Sehzellen, z. T. noch zwischen den Nervenfasern liegend, kann man Tracheen erkennen, die wahrscheinlich eine Art Tapetum bilden, das bei den im Dämmerlicht lebenden Läusen zur besseren Ausnutzung des Lichtes angebracht sein dürfte.

Der Nervus opticus ist im Gegensatz zu dem der Mallophagen von nur geringer Länge, aber entsprechend der größeren Anzahl der

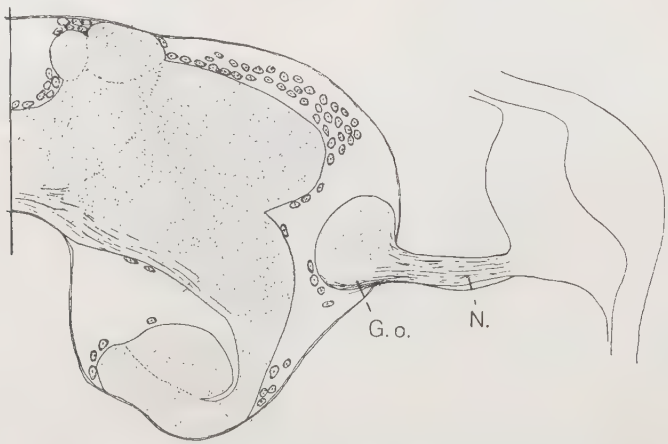


Abb. 61. *Pediculus corporis* DE G. Frontalschnitt durch die rechte Hälfte des Gehirns. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Sehzellen von ziemlicher Dicke. Er mündet in den aus einer Fibrillärmasse bestehenden Lobus opticus, der seitlich vom Protocerebrallobus liegt (Abb. 61). Die Corpora pedunculata sind bei den Anopluren auch nicht stärker entwickelt als bei den Mallophagen, was bei der parasitären Lebensweise verständlich ist. Der Lobus olfactorius ist gut ausgebildet, da ja die Hauptsinne der Läuse der Gesuchs- und der Tastsinn sind.

### *Haematopinus suis* LINNÉ.

(Abb. 6, 24, 62—64.)

Bei den Haematopiniden ist die Topographie des Auges eine andere als bei den „sehenden" Pediculiden, bei denen das Auge in der Mitte der Schläfe liegt. Bei den Tierläusen, wie z. B. bei der

Schweinelaus, liegt das Auge direkt hinter den Fühlern. Wegen dieser besonderen Lage, die übrigens, wie wir früher gesehen haben, bei den Mallophagen keine Seltenheit ist, und auch wegen des Fehlens des Pigmentes haben verschiedene Autoren die Tierläuse im Gegensatz zu den auf den Menschen lebenden Arten als blinde Formen beschrieben und das Vorhandensein oder das Fehlen von Augen als systematisches Merkmal angegeben. Und Freund bezeichnet das Auge, den „kegeligen bis rundlichen Fortsatz" als „Lobus postantennalis", dessen Funktion nicht bekannt ist. Diese Frage kann natürlich nur durch histologische Untersuchungen gelöst werden; und es ist verwunderlich, daß man nicht schon früher zu diesem Mittel gegriffen hat.

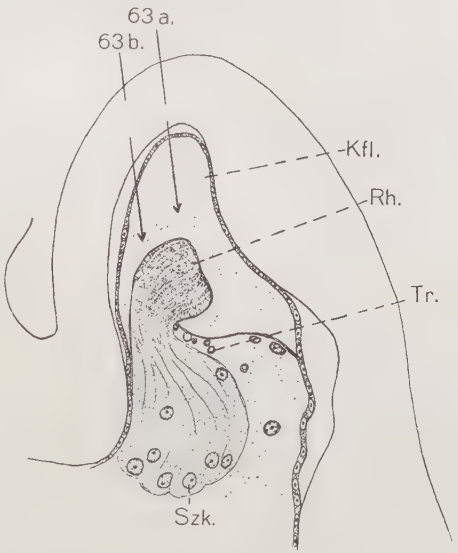


Abb. 62. *Haematopinus suis* L. Horizontalschnitt durch den Kopf. Vergr. 570fach. Vuf $^2/_3$ verkleinert.

Die äußere Form des Auges ist kegelförmig. Die Längsachse desselben ist rostralwärts geneigt und ist beinahe parallel zu der Körperlängsachse. An der dem Körper abgewandten Seite des Kegels ist eine bikonvexe Linse ausgebildet, die stark doppelbrechend ist (Abb. 6). Der ganze Kegel ist mit glasartig durchsichtigem Chitin überzogen. An die Linse schließt sich die corneagene Schicht an, die sich durch nichts von der Hypodermis unterscheidet. Man kann nicht feststellen, an welcher Stelle diese in jene übergeht. Die Zellen dieser Schicht sind abgeplattet. Ihr Plasma ist grobkörnig und stark basophil. Die Kerne sind kugelig bis ellipsoid. Sie besitzen einen mittelständigen Nukleolus und kleine wandständige Chromatinkörnchen.

An die Linsenbildungsschicht schließt sich nun nicht direkt die Retina an, sondern es ist ein Hohlraum vorhanden, der mit Körperflüssigkeit angefüllt ist. Proximal ist dieser Hohlraum durch eine Membran abgeschlossen. Sie spannt sich von der Hypodermis durch

den Hohlraum bis hinan an die Retinazellen. An diese legt sie sich an der Stelle, an der die Rhabdomzone aufhört, an und hüllt den distalen Teil der Retinazellen, also die Rhabdomzone, ein und geht dann wieder an die Hypodermis heran. Die Membran besteht aus sehr abgeplatteten Zellen mit länglichen Kernen.

Die Sehzellen sind alle s-förmig gebogen. Das hängt mit der eigenartigen Lage der Linse zusammen. Da diese seitlich an dem Kegel ausgebildet ist, so können die Sehzellen nicht langgestreckt in dem Kegel liegen, sondern sie müssen sich zur Linse hinrichten, und dadurch bekommen sie diese gebogene Form. Der distale Teil, in dem die Rhabdome ausgebildet sind, steht parallel zu der Achse der Linse. Unter den Rhabdomen knickt die Zelle stark ab. Mit diesem Knick beginnt die zweite Zone der Retinazelle in deren basalen Teilen die Zellkerne liegen. Die Rhabdome sind an den Berührungsflächen zweier Sehzellen ausgebildet. Sie haben plattenförmige Gestalt, wie man aus Längs- und Querschnitten erkennen kann. Sie zeichnen sich durch das Vorhandensein von vielen Vakuolen aus, die vermutlich kein Kunstprodukt sind, da sie in allen von mir untersuchten Exemplaren zu finden waren. Eine Stiftchensaumstruktur ist nicht vorhanden.

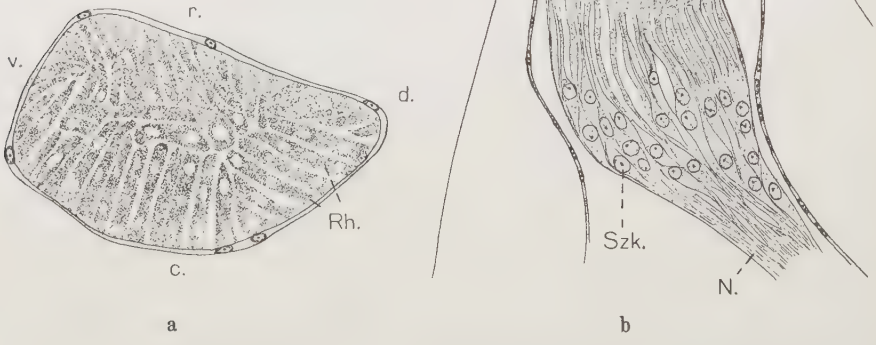


Abb. 63. *Haematopinus suis* L. a Tangentialschnitt durch den Kopf. Rhabdome quer getroffen. Vergr. 1350fach. Auf $^2/_3$ verkleinert. Etwas schematisiert. b Tangentialschnitt durch den Kopf. Rhabdome in der oberen Hälfte quer, dann längsgetroffen. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

In dem proximalen Ende der Sehzelle, das ungefähr $^2/_3$ der Zelle ausmacht, ist kein Pigment vorhanden. Das Plasma ist grobkörnig. In der mittleren Schicht, in der die Zellen die starke Biegung ausführen, sind sie verschmälert, wodurch die ganze Retina an dieser Stelle an Breite abnimmt. Hier ist das Plasma dicht und stärker färbbar. In der Kernregion, die ziemlich hoch ist, da die Kerne nicht alle in der gleichen Höhe liegen, wird das Plasma wieder dünner. Die Zellen sind in dieser Gegend verbreitert, um sich an der Basis wieder zu der Nervenfaser zu verjüngen. Die Kerne sind kugelig. Sie besitzen einen in der Mitte liegenden Nukleolus und kleine Chromatinkörnchen, die an Lininfasern und wandständig liegen.

Auch in diesem Auge treten Tracheen sehr nahe heran und bilden so eine Art Tapetum. Sie liegen hauptsächlich an der Stelle, an der die Sehzellen umbiegen, und zwar liegen sie an der Innenseite des Knicks, unterhalb der den Hohlraum durchziehenden Membran. Diese Lage ist sehr günstig, da hier die Lichtstrahlen gut reflektiert werden können.

Abb. 64. *Haematopinus suis* L. Frontalschnitt durch die rechte Hirnhälfte. Vergr. 570fach. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Wie schon gesagt gehen die Retinazellen an der Basis in die Nervenfasern über; diese vereinigen sich zu dem Nervus opticus, der der großen Anzahl der Sehzellen entsprechend von ziemlicher Dicke ist. An mit Diaphanol behandelten und dann mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparaten kann man den Verlauf des Sehnerven mit einiger Mühe verfolgen. Unterhalb der Corpora pedunculata tritt er in das Gehirn ein. An Frontalschnitten durch dasselbe kann man den Lobus opticus erkennen. Er liegt seitlich vom Protocerebrallobus. Man kann die Einteilung in 3 Fibrillärmassen deutlich sehen. Die äußere und die mittlere liegen übereinander und die innere schmiegt sich dem Protocerebrallobus dicht an. Das äußere Chiasma ist zu erkennen, während man die inneren Kommissuren nicht sehen kann. Bei den Ganglienzellen ist die Dreiteilung nicht wie bei den Fasermassen zu verfolgen.

Mit diesen Untersuchungen an *Haematopinus suis* ist wohl eindeutig bewiesen, daß die Haematopiniden nicht alle augenlos sind. Inwieweit nun bei den anderen Formen die Sehorgane ausgebildet sind oder fehlen, das bleibt noch zu untersuchen. Auch sind im Prinzip die Augen der Tier- und Menschenläuse gleich gebaut. Sie lassen sich mit Hilfe der Innervierung als Pseudoocellen identifizieren. Es ist also das Vorhandensein und das Fehlen von Sehorganen kein systematisches Merkmal. Wohl unterscheiden sich die Pediculiden und die Haematopiniden durch das Vorhandensein und das Fehlen von Pigment und durch die verschiedene Topographie der Pseudoocellen.

## Schluß.

Zum Schluß möchte ich noch darauf eingehen, warum ich gerade die Anopluren und einige Copeognathen mit den Mallophagen zusammen behandelt habe. Zunächst bestehen, wie aus obigen Untersuchungen hervorgeht, große Ähnlichkeiten in den Sehorganen bei diesen 3 Gruppen. Ferner wird die regressive Entwicklung der Facettenaugen durch folgende Reihen sehr gut veranschaulicht: Facettenaugen der Copeognathen im allgemeinen — 2 Prosommatidien und 5—6 Ommatidien der Gattung Liposcelis — 2 Prosommatidien der Gattung Tropusia — 2 Ommatidien der Amblycera—Pseudoocelle der Ischnocera (aus 2 Facetten abzuleiten). Und: Facettenaugen der Copeognatha im allgemeinen — 2 Prosommatidien und 5—6 Ommatidien von Liposcelis—Pseudoocelle der Anopluren (aus mehreren Facetten abzuleiten oder auf einer früheren phylogenetischen Entwicklungsstufe stehen geblieben).

Schließlich sind auch zweifelsohne nahe verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Mallophagen und den Copeognathen einerseits (gleiche Zungendrüsen; Verschmelzung von Meso- und Metanotum), und den Mallophagen und den Anopluren andererseits (Ähnlichkeit in den Geschlechtsorganen, speziell in den Ovarien) vorhanden, so daß die systematische Stellung der Mallophagen wohl zwischen den beiden anderen Ordnungen zu suchen ist. Ich glaube aber, daß sich die Anopluren nicht direkt von den Mallophagen ableiten lassen. Vielmehr haben sie beide gemeinsame Vorfahren gehabt, die wahrscheinlich in der Nähe der Copeognathen stehen. Dann hat eine konvergente Entwicklung eingesetzt, die bei den Mallophagen meines Erachtens noch nicht abgeschlossen ist, was man aus

der nur wenig vorhandenen Konstanz in den einzelnen Organen erkennen kann.

## Zusammenfassung.

1. Die Mallophagenaugen weisen sowohl in der vertikalen als auch in der horizontalen Ebene verschiedene Lagen am Kopf auf.

2. Ein neues systematisches Merkmal für die beiden Unterordnungen wurde festgestellt: die Amblycera haben zwei, die Ichnocera eine Linse jederseits.

3. Die Linsen haben die Eigenschaft der optischen Ansisotropie, und zwar ist das Vorzeichen der Doppelbrechung negativ.

4. Bei den Amblycera und den Ichnocera haben wir alle Übergänge von Augen mit gut ausgebildeter, bikonvexer über die mit plankonvexer Linse bis zu den Augen, bei denen überhaupt keine Linse ausgebildet ist.

5. Bei den Ischnoceren ist z. T. Sexualdimorphismus in den Linsen vorhanden.

6. Bei den Amblyceren nimmt die relative Augengröße mit der besseren Ausbildung der Linse ab.

7. Es ist bei den Ischnoceren eine parallele regressive Entwicklung der Linse und der relativen Augengröße zu beobachten.

8. Die Amblyceren haben aus 2 Ommatidien bestehende reduzierte Facettenaugen. Jedes Ommatidium ist aufgebaut aus der cuticularen, aus 3 Schichten bestehenden Linse, der Corneagenschicht, der meist zweizonigen Retina, die aus 6—8 Sehzellen besteht, und dem Nervus opticus. In der distalen, meistens pigmentlosen Zone sind die verschieden gestalteten, verästelten Rhabdome ausgebildet, die sich aus 6—8 Rhabdomeren zusammensetzen. Die proximale Zone ist pigmentiert. An der Basis gehen die Retinazellen in die Nervenfasern über, die sich in jedem Ommatidium zu einem Strang zusammenschließen.

9. Die Ischnocera besitzen Pseudoocellen, von denen sich jeder von 2 Facetten ableiten läßt. Der innere Aufbau gleicht dem der Amblycerenaugen. Es sind 10—16 Retinazellen vorhanden. In den Rhabdomen ist ein grundlegender Unterschied zu den Amblyceren zu bemerken. Hier sind viele kleine, plattenförmige Rhabdome ausgebildet, die den Rhabdomeren der Amblyceren entsprechen. Der Nervus opticus verläßt den Pseudoocellus meist in 2 Strängen.

10. Die Sehzentren der Mallophagen sind nach dem Typ der Facettenaugenzentren gebaut. Die Lobi optici sind relativ klein, aber in den meisten Fällen ist eine Differenzierung in 3 Fibrillärmassen zu erkennen.

11. Der Rückbildungsprozeß der Mallophagenaugen schreitet in zentripetaler Richtung fort.

12. Auf oder doch in der Nähe jeder Linse ist ein Sinneshaar resp. eine Sinnesborste ausgebildet. Bei ihnen kann sexuelle Differenzierung vorhanden sein.

13. Die Amblyceren haben den Ischnoceren gegenüber das größere Gesamtgesichtsfeld. Wegen der Einheitlichkeit der Rhabdome und der geringen Zahl der Sehzellen ist ein Bildsehen nicht vorhanden.

14. Bei den Ischnoceren kommt eine bessere Differenzierung in der Erregung zustande, da mehr Rhabdome ausgebildet sind.

15. Alle Mallophagen, die Augen besitzen, haben Hell-Dunkel- und Richtungssehen.

16. Die Mallophagen sind negativ phototaktisch.

17. Bei den Liposceliden sind die Ommatidien ähnlich gebaut wie bei den Mallophagen.

18. Die Pediculiden haben Pseudoocellen, die viele Sehzellen aufweisen. Ihr innerer Bau und ihre Innervierung sind ähnlich wie bei den Ischnoceren. Nur die Rhabdome sind völlig anders gebaut, sie sind röhrenförmig.

19. Die Hämatopiniden besitzen, wie an *Haematopinus suis* nachgewiesen wurde, ebenfalls Pseudoocellen, die sich durch eine andere Topographie und durch das Fehlen des Pigments von denen der Pediculiden schon an Totalpräparaten unterscheiden. Im inneren Bau zeigen sie die Besonderheit, daß der Hohlraum zwischen der Corneagenschicht und der Retina mit Körperflüssigkeit angefüllt ist. Die Rhabdome ähneln denen der Ischnocera.

20. Das systematische Unterscheidungsmerkmal zwischen den Tier und Menschenläusen: Vorhandensein und Fehlen der Augen ist also nicht mehr gültig.

## Literaturverzeichnis.


Barber, B. A., 1923, Notes on the Life-History and Habits of Mallophaga, in: Papers Mich. Acad. Sci. Arts and Letters, Vol. 1, p. 391—395.

Bedford, G. A. H., 1932, A Synoptic Check-List and Host-List of the Ectoparasites found on South African Mammalia, Aves and Reptilia, in: XVIII th Rep. Direct. Veter. Services and Animal Ind., Union of S. Afr., p. 223—523.

Caerar, J., 1913, Die Stirnaugen der Ameisen, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 35, p. 161—242.

Constantineanu, M. J., 1930, Der Aufbau der Sehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von Culex, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 52, p. 253—346.

Demoll, R., 1917. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion, Berlin.

Enderlein, G., 1903, Ueber die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien, in: Zool. Anz., Vol. 26, p. 423—437.

—, 1905, Morphologie, Systematik und Biologie der Atropiden und Troctiden, in: Results Swedish Exped. to Egypt and the White Nile 1901, p. 1—58.

—, 1927, Flechtlinge, Copeognatha, in: Brohmer, Tierwelt Mitteleuropas, Insekten, 1. Teil, Vol. 4; 2. Liefg., p. 1—16.

Exner, S., 1891, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Wien.

Floegel, J. H. L., 1878, Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 556—592.

Freund, L., 1935, Anoplura, in: Brohmer, Tierwelt Mitteleuropas, Insekten, 1. Teil, Vol. 4; 3. Liefg., p. 1—26.

Fulmek, L., 1907, Die Mallophagen, in: Mitteil. naturw. Ver. Univ. Wien, 5. Jahrg., p. 1—50.

Grosse, Fr., 1885, Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 42, p. 530—558.

Harrison, L., 1916, Genera and Species of the Mallophaga, in: Parasitology, Vol. 9, p. 1—154.

Hesse, R., 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473.

—, 1933, Sinnesorgane (Anatomie), in: Handwörterb. d. Naturw., Vol. 9, p. 4—52.

Nowikoff, M., 1931, Untersuchungen über die Komplexaugen der Lepidopteren, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 138, p. 1—67.

—, 1931, Das Modell des Rhabdoms von Komplexaugen, in: Biol. Ztrbl., Vol. 51, p. 325—329.

Müller, Josef, 1915, Zur Naturgeschichte der Kleiderlaus, in: Das Oesterreichische Sanitätswesen, Vol. 27 u. 3, No. 36—38; 47—49, Beil., p. 1—61; 65—75.

v. Rosen, K., 1913, Studien am Sehorgan der Termiten, nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 35, p. 625—664.

Schmidt, W. J, 1934, Polarisationsoptische Analyse des submikroskopischen Baues von Zellen und Geweben, in: Abderhaldens Handb. biol. Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 10.

Werringloer, A., 1932, Die Sehorgane und Sehzentren der Dorylinen nebst Untersuchungen über die Facettenaugen der Formiciden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 141, p. 432—524.

Zunker, M., 1928, Die Mallophagen der Haustiere. I. Mitteilung, in: Arch. wiss. u. prakt. Tierheilkunde, Vol. 58, p. 644—660.

## Abkürzungen.

*ä. F.* äußere Fasermasse
*c.* kaudal
*Chw.* Chitinwulst
*C. p.* Corpora pedunculata
*Cz.* Corneagenzellen
*d.* dorsal
*G. o.* Ganglion opticum
*i. F.* innere Fasermasse
*Ir.* Iris
*Kfl.* Körperflüssigkeit
*L.* Linse
*M.* Membran
*m. F.* mittlere Fasermasse
*N.* Nerv
*Nl.* Neurilemm
*P.* Porenkanal
*Pl.* Plasma zwischen den Rhabdomen resp. den Rhabdomeren
*p. O.* punktförmige Organicula
*r.* rostral
*Rh.* Rhabdom
*Rhf.* Rhabdom, von der Fläche gesehen
*S.* Sinneszelle
*Sch.* Schaltzone
*Sp.* Spaltraum
*Szk.* Sehzellkern
*T.* Terminalstrang
*Tr.* Trachee
*v.* ventral

# Lebenslauf.

Am 6. September 1908 wurde ich, Gertrud Anna Wundrig, als Tochter des Königlichen Landmessers Paul Wundrig und seiner Ehefrau Anna, geb. Gehrigk zu Bochum in Westfalen geboren. Von Ostern 1915 bis Michaelis 1919 besuchte ich das Wegnersche Lyzeum in Posen-Wilda, bis Ostern 1923 das Theresienlyzeum in Berlin und bis zur Reifeprüfung zu Ostern 1929 die Realgymnasiale Studienanstalt der Ursulinen in Berlin. Vom Sommersemester 1929 ab studierte ich an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin Zoologie, Botanik, Mathematik und Physik. Meine Lehrer waren: Frau Prof. Hertwig und die Herren Professoren Bieberbach, Boettger, Deegener, Diels, Feigl, Graf Haller v. Hallerstein, Nic. Hartmann, Herter, R. Hesse, W. Köhler, Marcus, Markgraf, Nernst, Noak, Pilger, Erh. Schmidt, Schur, Wehnelt, C. Zimmer.